



UNIVERSITÀ DI PARMA

DIPARTIMENTO DI MEDICINA E CHIRURGIA

CORSO DI LAUREA MAGISTRALE IN
PSICOBIOLOGIA E NEUROSCIENZE COGNITIVE

EFFETTI DELLA RUBBER HAND ILLUSION SUL MACACO: UNO STUDIO COMPORTAMENTALE

Relatore:

Chiar.mo Prof. Leonardo Fogassi

Correlatore:

Chiar.mo Prof. Stefano Rozzi

Laureanda:

Gloria Pompea Mingolla

ANNO ACCADEMICO
2017 - 2018

Indice

1	Le molteplici rappresentazioni del corpo.....	1
1.1	Corpo e spazio	6
1.2	Caratteristiche dello schema corporeo	7
2	Il senso di body ownership	12
2.1	Rubber Hand Illusion: un modello sperimentale di plasticità della consapevolezza corporea	13
2.1.1	Vincoli spaziali, temporali e anatomici alla base della RHI	15
2.1.2	Un approccio psicometrico allo studio dell'embodiment.....	17
2.2	I principali modelli di body ownership	18
2.3	Basi neurali dell'integrazione multisensoriale e del senso di body ownership sottostanti la Rubber Hand Illusion.....	20
2.3.1	Evidenze elettrofisiologiche dai primati non umani	20
2.3.2	Il corpo nel cervello: un possibile network neurale	25
2.4	Disturbi neurologici del senso di body ownership	31
3	Obiettivi dello studio e ipotesi.....	40
4	Effetti della Rubber Hand Illusion sul macaco: uno studio comportamentale	42
4.1	Materiali e metodi	42
4.1.1	Soggetti.....	42
4.1.2	Procedure di addestramento della scimmia	42
4.1.3	Apparato sperimentale	43

4.1.4	Fase di addestramento al paradigma sperimentale	46
4.1.5	Fase sperimentale.....	47
4.1.6	Apparato sperimentale per lo studio pilota sull'uomo	49
4.1.7	Analisi statistica dei dati	51
5	Risultati	52
5.1	Esperimento nei soggetti umani	52
5.1.1	Resoconto dell'esperienza soggettiva in seguito a induzione della RHI	52
5.1.2	Traiettorie del movimento nelle diverse condizioni sperimentali	53
5.1.3	Errori relativi alla posizione finale del movimento.....	55
5.1.4	Durata del movimento.....	56
5.1.5	Velocità del movimento.....	58
5.1.6	Fase di decelerazione del movimento	62
5.2	Esperimento su scimmia	64
6	Discussione	66
6.1	Efficacia nella produzione della Rubber Hand Illusion	67
6.2	La Rubber Hand Illusion induce una modificazione dello schema corporeo	68
6.3	Studio su scimmia e prospettive future.....	70
6.4	Conclusioni.....	71
7	Bibliografia	72

1 Le molteplici rappresentazioni del corpo

Il cervello umano contiene diverse rappresentazioni del corpo. A livello della corteccia somatosensoriale primaria (SI) situata nel giro postcentrale, la rappresentazione neurale della superficie corporea è organizzata somatotopicamente per cui la grandezza di ciascun distretto corporeo a livello corticale è proporzionale al numero di recettori cutanei in esso presente: ad esempio, le rappresentazioni del volto e delle labbra sono più grandi rispetto a quelle del tronco e delle gambe, e queste ultime sono caratterizzate da una minore quantità di recettori somatosensoriali. Tale distorsione è rappresentata dal modello dell'*homunculus sensitivo*, che permette di visualizzare le differenze tra le reali dimensioni del corpo e le rispettive proporzioni in corteccia (Penfield e Boldrey 1937). L'area SI comprende quattro mappe ben distinte, ciascuna delle quali elabora informazioni di tipo diverso: l'area 3a codifica le informazioni provenienti dai muscoli e dalle articolazioni, importanti per la propriocezione degli arti; l'area 3b riceve informazioni dalla cute, che vengono ulteriormente analizzate a livello dell'area 1 e, insieme a quelle provenienti dai muscoli, a livello dell'area 2 di Broadman (Kandel 1989).

Nonostante la maggior parte dei recettori somatosensoriali invii i propri segnali all'emisfero cerebrale controlaterale, alcuni autori hanno messo in discussione l'idea che SI elabori unicamente gli input controlaterali, suggerendo che quest'area, insieme alla corteccia somatosensoriale secondaria (SII), contribuisca all'integrazione di input somatosensoriali provenienti da entrambi i lati del corpo nelle prime fasi di elaborazione (Figura 1.1) (Tamè et al. 2016). Ad esempio, studi elettrofisiologici condotti sui primati non umani hanno individuato fasci di fibre callosali che collegano le cortecce somatosensoriali dei due emisferi e, in particolare, campi recettivi bilaterali nell'area somatosensoriale 2, considerata l'omologo umano dell'area 2 di Brodmann (Iwamura 2000; Iwamura et al. 2001).

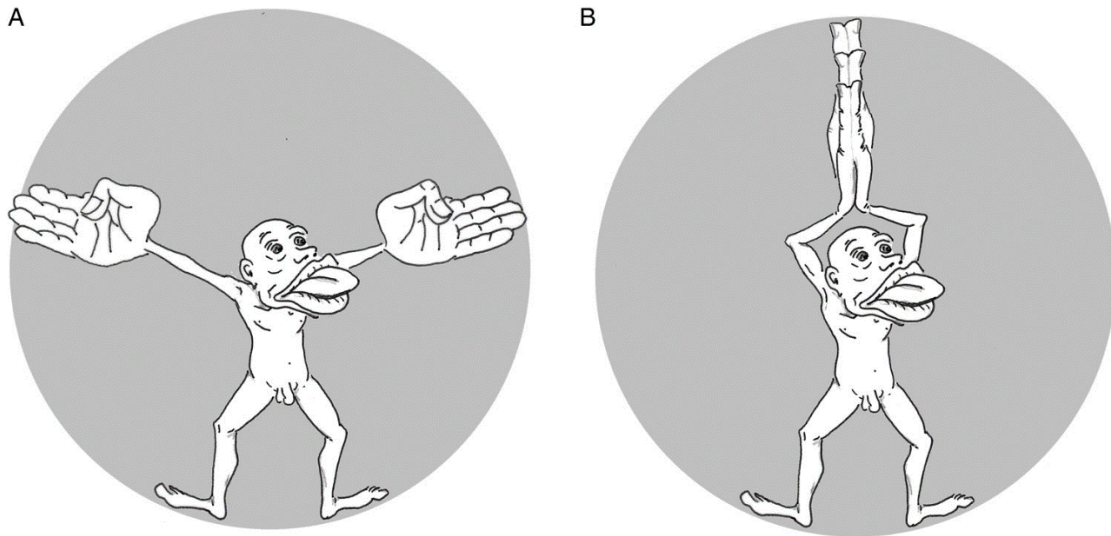


Figura 1.1. A) La rappresentazione dell'homunculus sensitivo proposta da Penfield. B) La nuova versione proposta da Tamè et al. per sottolineare la stretta relazione tra i due lati del corpo. Da Tamè et al. (2016)

A partire dalle informazioni presenti nella corteccia somatosensoriale, il nostro cervello è in grado di darci la capacità di percepire il nostro corpo grazie al prodotto di un complesso sistema multisensoriale che integra le informazioni provenienti dai sistemi visivi, tattili, propriocettivi e vestibolari. Tali informazioni sono strettamente connesse con i sistemi per il controllo motorio, che ci permettono di agire efficacemente sull'ambiente circostante. Insieme ai sistemi sensoriali e motori, il corpo risulta essere fortemente legato al senso di sé e alla consapevolezza corporea, quest'ultima intesa come la percezione interna di possedere il proprio corpo e di esercitare un controllo su di esso (Gallagher 2000; Blanke e Metzinger 2009).

L'idea che il nostro cervello possieda più di una rappresentazione del corpo è stata originariamente suggerita da Head e Holmes (1911) per distinguere da un lato, una rappresentazione inconsapevole basata su informazioni propriocettive e segnali motori e prevalentemente diretta al controllo dell'azione; dall'altro, una rappresentazione interna e cosciente centrata sulle informazioni visive e finalizzata alla consapevolezza corporea (Head e Holmes 1911). In particolare, l'espressione *schema corporeo* (body schema) fa riferimento a un sistema di rappresentazione del corpo nello spazio strettamente legato alle abilità sensori-motorie (Gallagher e

Zahav 1988); il concetto di *immagine corporea* (body image), invece, rimanda alla rappresentazione percettiva delle proprietà del corpo, definita come «l'immagine che abbiamo nella nostra mente della forma, dimensione, taglia del nostro corpo e le sensazioni che proviamo rispetto a queste caratteristiche e rispetto alle singole parti del nostro corpo» (Slade 1988). Alcuni autori ritengono che la differenza tra le due tipologie di rappresentazione corporea sia principalmente funzionale. A questo proposito, è possibile tracciare un parallelo con il modello Percezione-Azione descritto in ambito visivo (Milner e Goodale 2012), uditivo (Belin et al. 2000), tattile e propriocettivo (Dijkerman e de Haan 2007). Nel 1982, Ungerleider e Mishkin hanno proposto l'esistenza di due principali vie che portano l'informazione dalla corteccia visiva primaria ai centri superiori, sulla base dei dati ottenuti a seguito di lesioni della corteccia cerebrale sui primati: una via dorsale, che proietta alla corteccia parietale posteriore ed è responsabile della localizzazione spaziale degli oggetti (la via del «dove»), e una via ventrale, terminante nella corteccia temporale inferiore, deputata all'elaborazione degli attributi degli stimoli visivi (la via del «cosa») (Ungerleider e Mishkin 1982) (Figura 1.2). Il modello proposto all'inizio degli anni Novanta da Milner e Goodale ha confermato l'esistenza di due vie visive funzionalmente differenti, avanzando tuttavia una nuova interpretazione della loro funzione: la via dorsale sarebbe implicata nell'analisi degli stimoli visivi in funzione dei movimenti che l'osservatore deve compiere per interagire con essi («visione per l'azione»), mentre la via ventrale sarebbe coinvolta nel riconoscimento percettivo degli oggetti osservati («visione per la percezione») (Goodale e Milner 1992). Dati a sostegno del modello di Milner e Goodale vengono dalle osservazioni di pazienti con deficit neurologici: in particolare, lesioni a livello della via dorsale determinano atassia ottica (Milner et al. 1999), un disturbo visuo-motorio che provoca una grave compromissione nel controllo visivo dei movimenti di raggiungimento, in assenza di deficit percettivi; lesioni della via ventrale, invece, provocano agnosie (Patla e Goodale 2003), ovvero deficit nella capacità di percepire le caratteristiche degli

oggetti ai fini del riconoscimento cosciente, in assenza di problemi nella guida visiva del movimento.

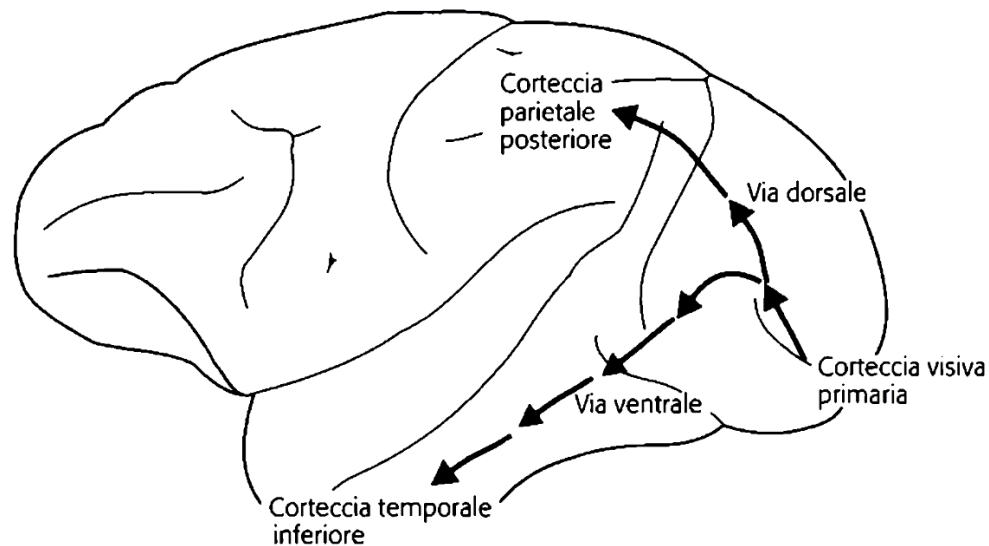


Figura 2.2. Rappresentazione dell'organizzazione anatomica delle due vie visive secondo Ungerleider e Mishkin (1982). La via dorsale connette la corteccia visiva primaria (V_1) alle aree della corteccia parietale posteriore (via del «dove»), mentre la via ventrale connette V_1 alle aree della porzione inferiore del lobo temporale (via del «cosa»). Da Rizzolatti e Sinigaglia (2006)

A partire dalla distinzione funzionale tra la via del «cosa» e la via del «dove», diversi autori hanno esteso tale dicotomia, inizialmente introdotta nello studio della funzione visiva, all'informazione relativa allo spazio corporeo (Paillard 1980). In particolare, l'immagine corporea sarebbe dedicata all'identificazione percettiva e al riconoscimento (rientrano in questa categoria i giudizi relativi alle parti del corpo), mentre lo schema corporeo sarebbe deputato all'azione (ad esempio, le informazioni relative ai parametri corporei legati al movimento, quali posizione, dimensione degli arti e forza) (Dijkerman e de Haan 2007; Paillard 1999). Anche in questo caso, la distinzione tra *body image* e *body schema* nasce dalle osservazioni di pazienti neurologici che mostrano un deficit per l'una o per l'altra tipologia di rappresentazione corporea. Un esempio di danno a carico della sola immagine corporea è dato dall'esistenza di pazienti con deafferentazione centrale, del tutto incapaci di rilevare consapevolmente la presenza di uno stimolo tattile applicato su un distretto corporeo, ma perfettamente in grado di dirigere la propria mano verso la

posizione del corpo stimolata (Paillard, Michel, e Stelmach 1983). La dissociazione opposta (ovvero, danni a carico del solo schema corporeo) è evidente nei pazienti con deafferentazione periferica, nei quali risulta deficitaria la capacità di raggiungere manualmente il sito stimolato, in assenza di danni nella capacità di rilevare e verbalizzare la posizione percepita dello stimolo sul proprio corpo (Paillard 1999).

L'esistenza di altre tipologie di dissociazioni comportamentali osservate nei pazienti neurologici ha portato diversi autori a individuare tre tipi di rappresentazioni corporee (Schwoebel e Coslett 2005; Sirigu et al. 1991): una rappresentazione sensori-motoria del corpo (o *schema corporeo*), una rappresentazione visuo-spaziale del corpo (o *descrizione strutturale del corpo*) e una rappresentazione concettuale del corpo (o *semantica del corpo*). I pazienti con autotopagnosia, interpretata come espressione di un deficit nella descrizione strutturale del corpo, sono incapaci di localizzare, su comando verbale, parti del corpo sul proprio corpo o su quello altrui. Infine, un esempio di danno a livello della conoscenza semantica del corpo è dato da pazienti con afasia selettiva al corpo, incapaci di denominare specifiche parti corporee.

Il presente lavoro pone l'attenzione sul concetto di schema corporeo, inteso come una struttura implicita della conoscenza deputata alla codifica della forma del corpo, delle modalità di configurazione delle diverse parti corporee e degli effetti di tale configurazione sulle modalità tattili, visive e legate al movimento. Lo schema corporeo svolge un ruolo centrale nell'integrazione degli input visivi, tattili, propriocettivi e motori e, attraverso il rilevamento delle informazioni, la loro elaborazione e la potenziale risoluzione dei conflitti, garantisce una rappresentazione multimodale completa e globalmente coerente della configurazione corporea (Graziano e Botvinick 2002). Date tali premesse, i prossimi paragrafi tratteranno la relazione esistente tra il corpo e lo spazio e le principali caratteristiche dello schema corporeo.

1.1 Corpo e spazio

Lo schema corporeo è stato oggetto di interesse da parte di numerosi studi in vari ambiti del sapere. L'elaborazione teorica sul concetto di schema corporeo si può far risalire alla seconda metà del XIX secolo, quando fisiologi e neurologi cercavano di fornire una spiegazione a una serie di condizioni neurologiche e neuropsicologiche che vengono oggi inquadrare nell'ambito delle patologie dello schema corporeo e della consapevolezza corporea. In merito alla concezione di schema corporeo, Merleau-Ponty sosteneva che «il corpo è presente schematicamente come spazio di possibilità di movimento e di azione» (Merleau-Ponty 2003).

Lo schema corporeo si riferisce alla rappresentazione neurale del corpo utilizzata per l'elaborazione spaziale sensori-motoria. In altre parole, è la rappresentazione delle parti del corpo coinvolta nell'organizzazione spaziale delle azioni. Dunque, l'esperienza corporea risulta strettamente legata a quella spaziale, a tal punto che difficilmente potremmo considerare l'una in assenza dell'altra: corpo e spazio sono connessi attraverso il vincolo del riferimento dell'azione.

I modelli di rappresentazione corporea che si sono susseguiti nel corso del tempo sono accomunati dall'enfaticizzazione della stretta relazione esistente tra schema corporeo e guida dell'azione (Paillard 1999; Schwoebel e Coslett 2005; Sirigu et al. 1991; Gallagher 2006). In particolare, durante l'esecuzione di un movimento, la rappresentazione corporea viene continuamente aggiornata sulla base delle posizioni spaziali occupate dalle diverse parti del corpo. L'esistenza di tale meccanismo di aggiornamento durante il movimento volontario riceve una conferma dalle proprietà dei neuroni visuo-tattili dell'area F4 nella scimmia. L'area F4 costituisce la porzione posteriore della corteccia premotoria ventrale, una regione della corteccia motoria situata nel lobo frontale anteriormente alla corteccia motoria primaria (F1). I neuroni visuo-tattili, detti neuroni bimodali, hanno campi recettivi tattili localizzati a livello del collo, della bocca e del braccio e campi recettivi visivi che rappresentano come un'estensione tridimensionale del campo recettivo cutaneo: quando una regione corporea si muove anche il campo visivo si sposta, rimanendo

ancorato a quello tattile (Fogassi et al. 1996) (Figura 1.2). L'area F4 svolgerebbe un ruolo cruciale nel gestire il rapporto tra la dimensione corporea e lo spazio a essa immediatamente circostante, il cosiddetto spazio peripersonale. In particolare, è stato ipotizzato che i neuroni bimodali codifichino lo stimolo come atti motori potenziali con lo scopo di raggiungere un oggetto nello spazio. Il meccanismo appena descritto consentirebbe allo schema corporeo di modulare l'elaborazione percettiva degli oggetti in base alla loro posizione nello spazio peripersonale per il controllo dei movimenti di raggiungimento-afferramento o di evitamento.

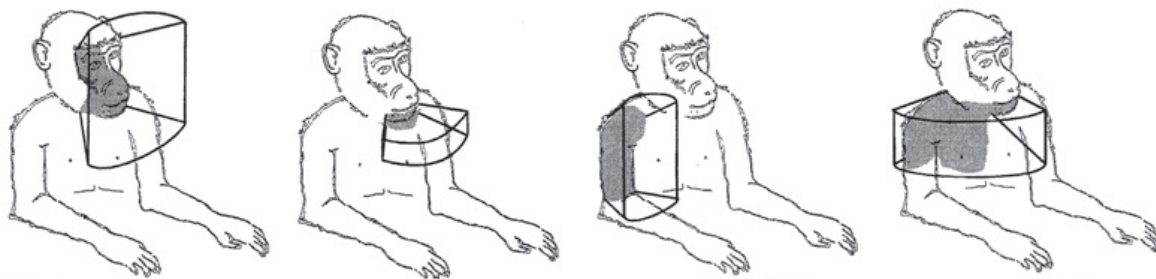


Figura 1.2. Diverse tipologie di campi recettivi tattili e visivi dei neuroni bimodali di F4. Le aree scure indicano i campi recettivi somatosensoriali e i solidi attorno alle diverse parti del corpo rappresentano i campi recettivi visivi. *Da Fogassi et al. (1996)*

1.2 Caratteristiche dello schema corporeo

Lo schema corporeo subisce continue modificazioni e una caratteristica importante è la sua plasticità in risposta ai cambiamenti delle proprietà spaziali del corpo. Un interessante studio che ha indagato la plasticità a seguito dell'uso di strumenti nel modello animale, ha dimostrato che quando la scimmia viene addestrata a raggiungere del cibo usando una specie di racchetta da croupier, dopo l'addestramento il campo recettivo del neurone bimodale si estende fino a coprire lo spazio raggiungibile con l'utensile (Iriki, Tanaka, e Iwamura 1996). Ciò significa che lo schema corporeo subisce un'alterazione dopo l'utilizzo dello strumento (Head e Holmes 1911): quest'ultimo viene incorporato nella rappresentazione della mano stessa (Aglioti et al. 1996; Berthelet e Chavillon 1995) (Figura 1.3).

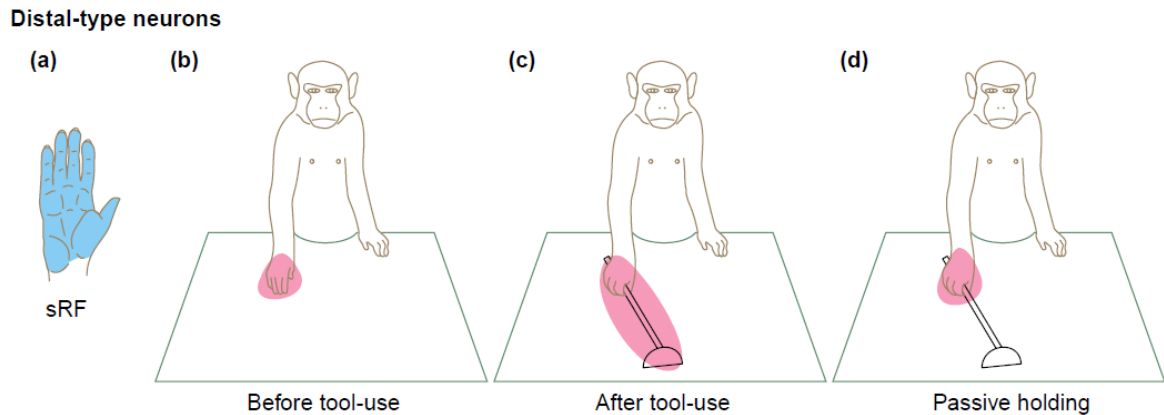


Figura 1.3. Cambiamenti nelle proprietà del campo recettivo dei neuroni bimodali in seguito all'utilizzo degli strumenti. **a**) In blu è rappresentato il campo recettivo somatosensoriale (sRF) dei neuroni bimodali di tipo distale e in rosa il loro campo recettivo visivo **b**) prima dell'uso dell'utensile, **c**) immediatamente dopo l'utilizzo dello strumento, e **d**) quando l'animale afferra passivamente la racchetta da croupier. *Da Maravita e Iriki (2004)*

Risultati simili sono stati trovati nell'uomo, in particolare nei pazienti affetti dalla sindrome da neglect (o Eminegligenza Spaziale Unilaterale). Questi pazienti mostrano un deficit nella percezione/concezione dell'emispazio di sinistra. Nel 2000 Berti e Frassinetti hanno descritto il caso della paziente P.P., affetta da negligenza spaziale selettiva allo spazio peripersonale (Berti e Frassinetti 2000). Posta di fronte al classico test di bisezione delle linee in diverse porzioni dello spazio, la paziente tendeva a spostare notevolmente il punto medio verso destra quando doveva tracciarlo manualmente e a commettere meno errori quando i segmenti dovevano essere bisecati tramite un puntatore laser nello spazio extrapersonale. Tuttavia, quando quest'ultima posizione veniva raggiunta tramite una bacchetta rigida, i sintomi del neglect ricomparivano. Dunque, l'utilizzo di un utensile modificava la rappresentazione del corpo della paziente, causando un'espansione della rappresentazione del proprio braccio oltre i limiti fisici del braccio stesso, fino ad includere l'estremità dello strumento impugnato.

La rappresentazione dello schema corporeo si forma grazie a molteplici input sensoriali. Oltre alla plasticità, un'altra caratteristica è la sua capacità di integrare le informazioni sensoriali provenienti dalla superficie del corpo con le informazioni propriocettive. Anche le informazioni visive svolgono un ruolo importante nella costruzione della rappresentazione dello schema corporeo. Ad esempio, lo studio di

Halligan e collaboratori (1997) ha analizzato il caso di un paziente neurologico che era in grado di percepire le sensazioni tattili soltanto quando era posto nella condizione di vedere lo stimolo applicato sulla parte del corpo stimolata. Ciò mostra come l'input visivo possa contribuire al recupero della sensazione tattile in presenza di un deficit somatosensoriale. Alcuni autori hanno esteso l'esperimento appena descritto utilizzando un paradigma in cui questa volta gli stimoli visivi non erano predittivi degli stimoli tattili, per evitare in questo modo che il soggetto utilizzasse come criterio per segnalare l'avvenuta stimolazione l'input visivo (Rorden et al. 1999). Gli autori hanno così riportato il caso di un paziente che mostrava serie difficoltà nella rilevazione di uno stimolo tattile, applicato sul dito indice, accompagnato da una luce (non predittiva della stimolazione tattile) presentata su un pannello al di sotto del quale era nascosta la mano del paziente. Le prestazioni di quest'ultimo miglioravano notevolmente quando la luce veniva attaccata ad una mano di gomma posta in linea con la mano occlusa, ma non quando la luce era posta sulla mano dello sperimentatore in posizione allocentrica rispetto a quella del paziente (Figura 1.4).

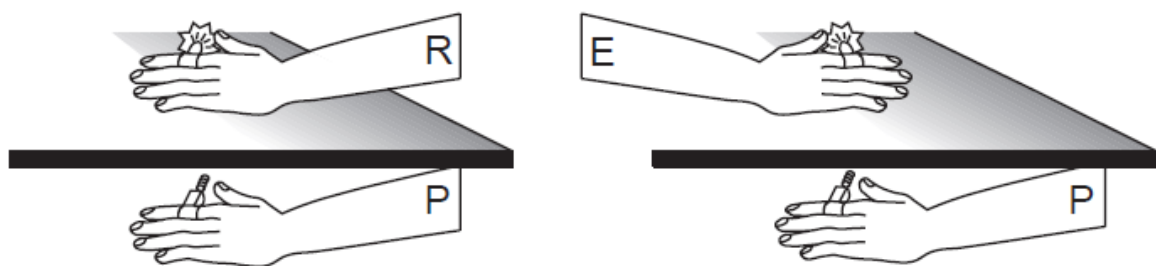


Figura 1.4. Paradigma sperimentale utilizzato nello studio di Rorden e colleghi (1999). La mano sinistra del paziente (P) era nascosta sotto un tavolo mentre riceveva una stimolazione tattile a livello dell'indice sinistro. In cima al tavolo veniva posta una luce, esattamente all'altezza della mano nascosta del paziente. Nel pannello di sinistra, la luce era posta su una mano di gomma (R), allineata con la mano del paziente. Nel pannello di destra, la luce era attaccata alla mano dello sperimentatore (E), disallineata rispetto alla mano del paziente. Il paziente esibiva una performance significativamente più accurata nella rilevazione dello stimolo tattile quando la luce era attaccata alla mano di gomma, rispetto a quando era posta sulla mano dello sperimentatore. *Da Rorden et al. (1999)*

Il risultato appena descritto è in linea con ciò che accade nella cosiddetta Rubber Hand Illusion (RHI), resa possibile dall'integrazione multisensoriale tra sistema visivo, tattile e propriocettivo. Nel paradigma sperimentale della RHI, che verrà trattata approfonditamente nel prossimo capitolo, i soggetti ricevono uno stimolo tattile sulla propria mano nascosta mentre vedono una mano finta che viene toccata: quando le due stimolazioni sono sincrone, nella maggior parte dei partecipanti volontari sani insorge la sensazione di avvertire la stimolazione sulla mano artificiale, che viene in questo modo percepita come appartenente al loro corpo (Botvinick e Cohen 1998). A questo proposito, una caratteristica distintiva dello schema corporeo è la coerenza, ovvero la capacità di mantenere una continuità spaziale nel tempo, importante per la risoluzione dei conflitti multisensoriali. Tale processo viene manipolato nel paradigma della RHI, portando a una modificazione dello schema corporeo.

Infine, un'ulteriore caratteristica dello schema corporeo è l'interpersonalità, ossia la sua capacità di rappresentare non solo il proprio corpo ma anche quello degli altri. Ad esempio, uno studio ha mostrato come i soggetti percepissero in maniera più accurata i cambiamenti nella postura del corpo di un modello umano se contemporaneamente muovevano la parte corrispondente del proprio corpo (Reed e Farah 1995). Ciò significa che le azioni osservate e quelle auto-generate sono state co-rappresentate all'interno dello stesso schema corporeo. La funzione dell'interpersonalità implica necessariamente uno schema corporeo multimodale, dal momento che l'informazione proveniente dai corpi altrui è generalmente visiva, mentre l'informazione proveniente dal proprio corpo è prevalentemente tattile o propriocettiva.

Oltre allo schema corporeo, la distinzione tra il proprio corpo e quello altrui è resa possibile grazie al senso di body ownership. È stato dimostrato che una porzione della corteccia somatosensoriale secondaria che sistematicamente si attiva quando una parte del nostro corpo è toccata, suscita una risposta anche quando vediamo toccare la parte corporea corrispondente di un'altra persona (Keysers et al.

2004; Keysers et al. 2012). Allo stesso modo, osservare il dolore negli altri attiva parzialmente la stessa rete neurale (corteccia cingolata anteriore e regione intermedia dell'insula) che normalmente si attiva quando siamo noi ad avvertire il dolore (Singer et al. 2004). Nonostante questa "trasparenza" dell'esperienza corporea, non siamo disorientati nel distinguere tra le sensazioni percepite sul nostro corpo e quelle percepite dagli altri, né sperimentiamo le nostre sensazioni sulle parti del corpo di qualcun altro. Al contrario, siamo perfettamente in grado di differenziare il nostro corpo da quello altrui, ed è proprio da questa differenziazione che deriva il senso di body ownership.

2 Il senso di body ownership

Il senso di body ownership si riferisce a quel «particolare stato percettivo del proprio corpo, che rende le sensazioni corporee uniche per sé stessi, cioè, la sensazione che il “mio corpo” mi appartenga, ed è sempre presente nella mia vita mentale» (Gallagher 2000). In altre parole, è la sensazione che io sia colui che sta vivendo una determinata esperienza, per esempio, la sensazione che il mio corpo si muova indipendentemente dal fatto che il movimento sia volontario o involontario. William James sosteneva che, contrariamente alla percezione di un oggetto, che può essere percepito da differenti punti di vista fino a scomparire dal campo visivo, sperimentiamo «la sensazione dello stesso vecchio corpo» ininterrottamente nel tempo e nello spazio (Embree e James 1983). La presenza di un oggetto comporta anche la sua possibile assenza, mentre la presenza permanente e costante del corpo lo rende unico rispetto a tutto il resto, come afferma Merleau-Ponty: «il fatto che il corpo sia sempre presente rende la consapevolezza corporea qualcosa di profondamente diverso dalla consapevolezza di qualsiasi altro oggetto, proprio perché il corpo è “un oggetto” che normalmente non mi lascia mai» (Merleau-Ponty 2003).

La relazione tra il proprio corpo e noi stessi differisce sia dalla relazione tra il proprio corpo e il corpo degli altri sia dalla relazione tra noi e gli oggetti esterni. Infatti, a differenza di altri corpi o oggetti fisici, non solo percepiamo il nostro corpo per mezzo dei sensi esterni, ma abbiamo anche un accesso interno attraverso le sensazioni corporee. L'esistenza di una dualità di accesso al nostro corpo - dall'esterno e dall'interno - è ciò che caratterizza l'unicità della relazione che abbiamo con esso.

L'esperienza di possedere il proprio corpo è generalmente inquadrata nell'ambito dell'integrazione multisensoriale, per cui le afferenze provenienti dalle articolazioni, dai muscoli e dalla pelle, insieme ai segnali visivi, vestibolari e uditivi, convergono a livello dei lobi frontali, parietali e temporali, consentendo l'integrazione dei segnali corporei. L'utilizzo della stimolazione multisensoriale

come mezzo per alterare l'esperienza corporea produce degli effetti interessanti a livello comportamentale e neuronale. Il paradigma sperimentale della Rubber Hand Illusion (RHI) è il principale metodo per indagare il senso di body ownership.

2.1 Rubber Hand Illusion: un modello sperimentale di plasticità della consapevolezza corporea

Nel 1998 Matthew Botvinick e Jonathan Cohen (1998) hanno ideato una procedura sperimentale per lo studio della plasticità della consapevolezza corporea.

Nel loro esperimento, un soggetto era seduto a un tavolo con il braccio sinistro nascosto da uno schermo verticale che ne impediva la vista. Ben visibile era invece una mano di gomma di grandezza e dimensioni reali, simili a quelle della mano sinistra del soggetto, posizionata sul tavolo, di fronte a quest'ultimo (vedi Figura 2.1). Al soggetto era richiesto di mantenere lo sguardo sull'arto finto (da qui detto anche "alieno") mentre lo sperimentatore stimolava con due pennelli sia la mano di gomma sia la mano sinistra del soggetto, sincronizzando il più possibile i tempi con cui le due mani venivano stimolate dai pennelli.

Dopo dieci minuti, ai partecipanti veniva richiesto di riportare gli effetti percettivi soggettivi dell'illusione su un questionario ideato appositamente, che includeva affermazioni quali "Mi sembrava di percepire il tocco del pennello nella posizione in cui vedevo stimolata la mano finta", oppure "Avevo la sensazione che l'arto di gomma fosse la mia mano".

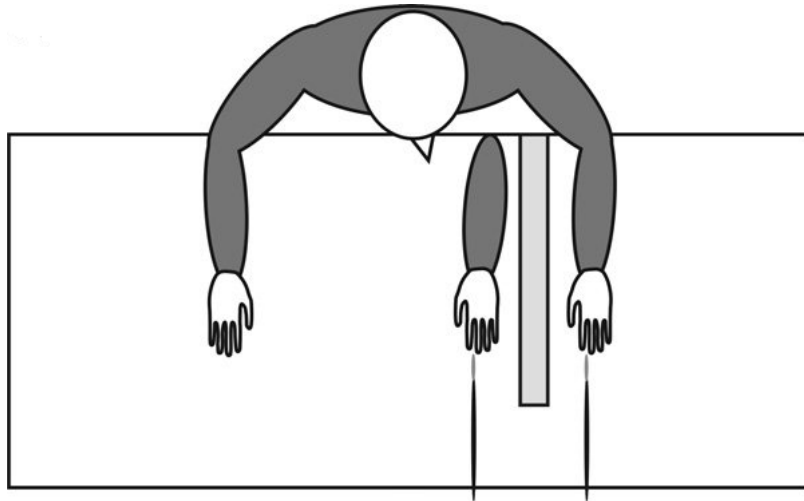


Figura 2.1. Esempio di setting sperimentale del paradigma della RHI. La mano di gomma e quella reale del soggetto vengono stimulate con due pennelli. Al soggetto viene chiesto di fissare la mano finta che viene stimolata, mentre la mano reale, anch'essa stimolata, è nascosta alla sua vista.

I punteggi ai questionari compilati dai partecipanti dell'esperimento di Botvinick e Cohen hanno mostrato che i soggetti sperimentavano l'illusione di sentire il tocco del pennello osservato, e non di quello nascosto, come se fosse l'arto finto ad aver percepito il tocco. Inoltre, dopo aver indotto l'illusione, se ai soggetti veniva chiesto di puntare ad occhi chiusi sotto il tavolo la posizione della mano sinistra con l'indice della loro mano destra, tendevano sistematicamente a riportare un errato posizionamento della mano sinistra spostato in direzione della mano di gomma, fenomeno noto come *drift propriocettivo*. Gli autori hanno riportato così per la prima volta l'esistenza di una correlazione positiva significativa tra il periodo di tempo in cui viene esperita l'illusione e il *drift propriocettivo*.

Successivamente, sono state introdotte interessanti varianti del paradigma della RHI. Per esempio, un altro modo di studiare gli effetti dell'illusione è quello di analizzare le reazioni emotive delle persone quando lo sperimentatore simula l'intenzione di ferire la mano di gomma (Armel e Ramachandran 2003; Petkova e Ehrsson 2009; Wiech et al. 2007). In questa condizione, la risposta di conduttanza cutanea, associata all'attivazione del sistema nervoso autonomo (SNA), risulta essere significativamente maggiore rispetto alla situazione di controllo.

2.1.1 Vincoli spaziali, temporali e anatomici alla base della RHI

Per indurre la RHI in un soggetto è necessario rispettare alcuni vincoli temporali, spaziali e anatomici.

La sensazione di ownership di un arto dipende dalla sincronia temporale dei segnali multisensoriali provenienti dall'arto stesso: in particolare, la stimolazione eseguita in maniera asincrona, con un mismatch temporale superiore ai 300 ms tra la stimolazione visiva proveniente dalla mano di gomma e quella tattile proveniente dalla mano del soggetto, riduce significativamente l'instaurarsi dell'illusione (Shimada, Fukuda, e Hiraki 2009; Gentile et al. 2013). Nella condizione asincrona, per esempio, i partecipanti non mostrano alcun *bias* di raggiungimento in direzione della mano artificiale, rispetto alla condizione sincrona.

Per quanto riguarda i vincoli spaziali, la RHI dipende innanzitutto dalla distanza tra la mano di gomma e la mano del partecipante: la forza dell'illusione diminuisce all'aumentare della distanza tra le due mani, ed è significativamente più forte quando l'arto finto è posizionato entro 30 cm dalla mano reale (Lloyd 2007). Questo dato è in linea con le proprietà dei neuroni visuo-tattili nei primati non umani, che codificano lo spazio peripersonale attorno alla mano (*peri-hand space*): quando la mano di gomma è posizionata al di fuori dello spazio peri-hand, la stimolazione visiva proveniente dall'arto finto non attiva i meccanismi multisensoriali attorno alla mano, di conseguenza non può essere elicitata alcuna sensazione tattile riferita alla mano artificiale. L'ipotesi secondo cui la RHI dipende da un sistema di riferimento centrato sulla mano è stata elegantemente dimostrata anche da uno studio di Costantini e Haggard (2007): quando l'orientamento della mano reale o la direzione della stimolazione tattile vengono ruotati di 10° , l'illusione non si estingue. Tuttavia, se entrambi vengono ruotati in direzioni opposte, vale a dire, se lo stimolo tattile è spazialmente allineato con lo stimolo visivo sulla mano di gomma (in coordinate esterne), ma disallineato rispetto alla mano reale (in coordinate centrate sulla mano), l'illusione si riduce significativamente. Dunque, la compatibilità spaziale tra le direzioni delle stimolazioni visive e tattili è definita

rispetto alla posizione della mano, rispetto cioè a un sistema di coordinate centrate sulla mano.

In ultima analisi, occorre considerare alcuni importanti vincoli anatomici che permettono l'instaurarsi della RHI (Blanke, Slater, e Serino 2015). Quando la mano di gomma si trova in una posizione anatomicamente implausibile, ad esempio ruotata di 90° o di 180° rispetto alla mano del soggetto, l'illusione non si instaura (Pavani, Spence, e Driver 2000; H. Henrik Ehrsson, Spence, e Passingham 2004). Quest'ultima risulta significativamente ridotta anche nella condizione in cui si utilizza una mano di gomma sinistra anziché destra in un esperimento che coinvolge la mano destra del partecipante (Tsakiris e Haggard 2005). Infine, l'illusione è annullata anche quando si utilizza un bastone o un oggetto di legno al posto della mano di gomma (Tsakiris et al. 2010) (Figura 2.2).

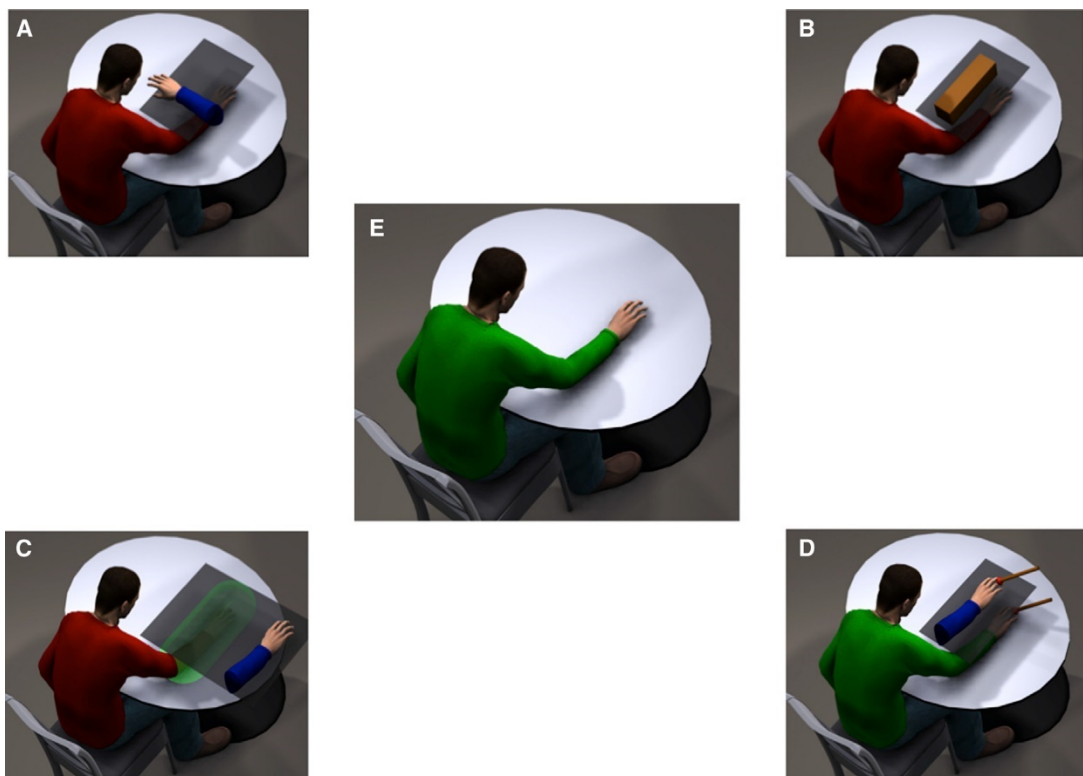


Figura 2.2. L'illusione non si instaura (A) quando la mano di gomma (mano blu) è in una posizione incongruente (ruotata di 90°) rispetto alla mano reale, (B) quando si utilizza un oggetto di legno al posto dell'arto finto, (C) oppure quando la mano di gomma si trova al di fuori dello spazio peripersonale. L'illusione avviene quando entrambe le mani ricevono una stimolazione visuo-tattile sincrona e prolungata (D). Il corpo rosso e il corpo verde del soggetto indicano, rispettivamente, l'assenza o la presenza dell'embodiment per la mano finta. *Da Blanke et al. (2015)*

2.1.2 Un approccio psicometrico allo studio dell'embodiment

Quando si sperimenta l'illusione della mano di gomma, si considera un oggetto esterno come parte del proprio corpo. Per questo motivo, il paradigma della RHI può essere usato come modello per indagare l'esperienza di *embodiment*. Uno studio di Longo e collaboratori (Longo et al. 2008) ha permesso di analizzare sistematicamente la struttura della consapevolezza corporea, tramite questionari self-report, fornendo evidenze a favore di una natura multi-componenziale della RHI. Una prima analisi ha evidenziato l'esistenza di quattro componenti principali, sia nella condizione sincrona sia in quella asincrona: 1) "*embodiment della mano aliena*" – legata alla sensazione che la mano di gomma appartenga al soggetto e che entrambe le mani, quella reale e quella fittizia, si trovino nella stessa posizione –, 2) "*perdita della propria mano*" – in riferimento alla sensazione di non essere in grado di muovere la propria mano –, 3) "*movimento*" – ovvero la sensazione di percepire il movimento della propria mano come provenire dalla mano aliena – e 4) "*affect*" – associato al grado di interesse e piacevolezza vissuti durante la sessione sperimentale. Nella condizione di stimolazione asincrona, è stata riportata una ulteriore componente, denominata "*deafferenza*" – legata alla sensazione che la propria mano sia meno vivida rispetto al normale. Una seconda analisi condotta sulla componente di "*embodiment della mano aliena*" ha rivelato tre sottocomponenti in entrambe le condizioni di stimolazione sincrona e asincrona: 1) "*ownership*" – intesa come la sensazione che la mano aliena sia parte del proprio corpo –, 2) "*location*" – legata alla sensazione che la mano di gomma e la propria mano si trovino nella stessa posizione – e 3) "*agency*" – connessa alla sensazione di essere in grado di muovere la mano aliena e di esercitare un controllo su di essa. Gli autori hanno inoltre identificato le componenti di "*ownership*" e "*location*" come fattori predittivi significativi del *drift propriocettivo* indotto dall'illusione. Lo studio di Longo e collaboratori dimostra come l'embodiment alla base dell'illusione fornisca un'esperienza complessa e strutturata delle proprietà del corpo, grazie all'esistenza di componenti ben identificabili tra di loro.

2.2 I principali modelli di body ownership

Sono stati elaborati diversi modelli per spiegare il senso di body ownership e la maggior parte di essi si basa sulle evidenze sperimentali provenienti dalla RHI (Blanke et al. 2015). Quasi tutte le interpretazioni degli effetti dell'illusione presuppongono, come condizione necessaria, il principio dell'integrazione multisensoriale. L'integrazione multisensoriale è un processo bottom-up in cui i segnali sensoriali, originariamente codificati in sistemi di riferimento dipendenti dalla modalità sensoriale considerata, sono riallineati e integrati in un quadro di riferimento comune basato sugli input propriocettivi. Nel paradigma della RHI, osservare una mano finta che viene toccata in sincronia con la sensazione tattile percepita sulla propria mano nascosta, genera un conflitto tra i segnali visivi, tattili e propriocettivi. Grazie all'esistenza di neuroni multimodali a livello delle aree premotorie e parietali (Graziano, Cooke, e Taylor 2000), il cervello risolverebbe il conflitto riallineando gli input tattili e propriocettivi sulla base degli input visivi.

I modelli che offrono una spiegazione bottom-up della RHI, e più in generale del senso di body ownership, sostengono che l'integrazione multisensoriale sia condizione sufficiente e necessaria all'instaurarsi dell'illusione: qualunque oggetto può essere percepito come parte del proprio corpo qualora sia presente un'appropriata sincronizzazione della stimolazione multisensoriale (Botvinick e Cohen 1998; Armel e Ramachandran 2003).

Tuttavia, emergono delle chiare differenze nell'interpretazione della RHI quando si tiene conto del ruolo svolto dai processi top-down. In particolare, se la stimolazione sincrona visuo-tattile fosse condizione sufficiente a indurre il senso di body ownership, allora qualsiasi oggetto sarebbe in grado di provocare l'illusione. Tuttavia, le evidenze mostrano come la RHI non si manifesti quando la mano di gomma viene rimpiazzata da oggetti neutrali (ad esempio, un bastoncino di legno), oppure quando si trova in una posizione anatomicamente implausibile rispetto alla mano del soggetto, o ancora quando è troppo grande la distanza tra l'arto finto e la mano reale. A fronte di queste evidenze, Tsakiris e Haggard (2005) hanno proposto

un modello neurocognitivo secondo il quale il senso di body ownership originerebbe dall'interazione tra le integrazioni multisensoriali degli stimoli e le rappresentazioni del corpo preesistenti. Secondo questo modello, la rappresentazione corporea preesistente permette di distinguere tra gli oggetti che possono o meno essere considerati parte del proprio corpo (incorporati). In generale, più l'oggetto osservato presenta delle caratteristiche strutturali simili alle parti corporee, più forte sarà l'esperienza di body ownership. In secondo luogo, le rappresentazioni anatomiche e posturali modulano l'integrazione multisensoriale delle informazioni che consentono la ricalibrazione dei sistemi di coordinate tattili e visive: qualora vi sia incongruenza tra la posizione della mano reale e la posizione della mano aliena, quest'ultima non produrrà un senso di ownership, anche se vi è sincronia nella stimolazione multisensoriale tra le due mani. Infine, la risoluzione del conflitto tra la visione del tocco e il tocco sentito permetterebbe la ricalibrazione dei rispettivi sistemi di coordinate, portando alla sensazione del tocco proveniente dall'arto alieno. Da qui scaturirebbe l'esperienza soggettiva di ownership che, aggiornando la rappresentazione del corpo, genera l'embodiment della mano aliena.

De Vignemont ha proposto recentemente un'interpretazione alternativa per spiegare la RHI, basandosi sul modello degli arti soprannumerari (De Vignemont 2011). Alcuni pazienti con lesioni cerebrali sperimentano, infatti, la presenza di mani o gambe fantasma, oltre alle proprie mani e gambe biologiche. La possibilità di provare un senso di ownership verso gli arti soprannumerari, senza che questo vada ad interferire con il senso di ownership verso i propri arti, viene spiegata dall'autrice in due modi. La prima interpretazione è che il modello anatomico del corpo umano sarebbe caratterizzato da un numero di gradi di libertà tale da rappresentare il proprio corpo con tre o addirittura quattro mani. La spiegazione alternativa, invece, suggerisce che i pazienti con arti soprannumerari possiedano due modelli corporei distinti, uno rappresenta gli arti in eccesso e l'altro rappresenta gli arti biologici. Vi sarebbe quindi, secondo l'autrice, più di un modello corporeo, ognuno dei quali

rispetta il vincolo delle due mani o delle due gambe, ma con la possibilità intrinseca di estendere tale vincolo.

2.3 Basi neurali dell'integrazione multisensoriale e del senso di body ownership sottostanti la Rubber Hand Illusion

2.3.1 Evidenze elettrofisiologiche dai primati non umani

Le informazioni provenienti dalle aree visive, nel lobo occipitale, e dalle aree somatosensoriali, nel lobo parietale anteriore, vengono proiettate a livello della corteccia premotoria, del solco intraparietale e della corteccia parietale inferiore (Graziano e Botvinick 2002; Graziano et al. 2012; Rizzolatti, Luppino, e Matelli 1998). Tra le aree della corteccia parietale posteriore e le aree della corteccia motoria esistono importanti connessioni reciproche: tali circuiti parieto-frontali sono organizzati in parallelo e costituiscono il substrato anatomico delle trasformazioni sensori-motorie. Studi elettrofisiologici condotti sui primati non umani hanno descritto l'esistenza di neuroni con proprietà legate all'integrazione multisensoriale in grado di rispondere agli input provenienti da più modalità sensoriali (Mountcastle et al. 1975; Mountcastle 1995). Tali neuroni sono principalmente localizzati nella corteccia premotoria ventrale, nell'area intraparietale mediale, ventrale e laterale (MIP, VIP e LIP), nell'area 5 e nell'area 7 del lobo parietale. Ad esempio, nell'area F4 è presente un contingente numero di neuroni, detti neuroni bimodali, che rispondono a stimoli sia somatosensoriali sia visivi (Fogassi et al. 1996). I loro campi recettivi (CR) tattili sono piuttosto ampi e sono localizzati prevalentemente sulla faccia, sul collo, sul braccio e sulle mani. Questi neuroni, oltre ad evocare una risposta tattile su una determinata parte del corpo, hanno anche una risposta visiva a uno stimolo presentato nelle vicinanze del loro campo recettivo tattile. In altre parole, i CR visivi sono ancorati ai rispettivi CR tattili, determinando una codifica degli stimoli secondo un sistema di coordinate somatocentrico che è indipendente dalla direzione dello sguardo. Inoltre, a livello di F4 esistono anche neuroni

trimodali in grado di rispondere a stimoli somatosensoriali, visivi e uditivi (Graziano, Reiss, e Gross 1999).

Rispetto ai CR tattili dei neuroni di S₁, la dimensione dei CR tattili dei neuroni bimodali è certamente maggiore e può inglobare l'intera mano o il braccio, la testa o il tronco, o una metà del corpo. La dimensione dei CR visivi o uditivi corrisponde tipicamente a quella del CR somatosensoriale a cui sono ancorati, e possono estendersi spazialmente dal corpo per diverse distanze. Per esempio, nella corteccia premotoria ventrale, la maggior parte dei neuroni ha un CR tattile che si estende a livello del braccio, ma può anche includere la spalla, la parte superiore del tronco oppure la faccia. Anche i rispettivi CR visivi hanno dimensioni variabili (da 5 cm a 1 m) (Fogassi et al. 1996; Graziano, Hu, e Gross 1997), e lo stesso vale per quelli uditivi, che possono estendersi nello spazio fino a circa 30 cm (Graziano et al. 1999). La maggior parte dei CR somatosensoriali dei neuroni dell'area VIP, invece, si trovano sulla testa (Avillac et al. 2005; Duhamel, Colby, e Goldberg 1998), oltre che sul torace, sulla spalla e sul braccio (Iriki et al. 1996). I corrispondenti CR visivi (Duhamel et al. 1998; Bremmer et al. 2001) e uditivi (Schlack 2005) sono generalmente limitati alla parte superiore dello spazio visivo o uditivo e coprono una distanza di 10-60 cm dalla superficie del corpo.

Accanto alla sensibilità ai segnali tattili, visivi e uditivi, questi neuroni integrano anche segnali propriocettivi e vestibolari (Graziano et al. 1997; Maravita e Iriki 2004), consentendo di ancorare i loro CR multisensoriali alle diverse parti del corpo e di mantenere una congruenza spaziale tra i CR visivi, uditivi e tattili.

Un interessante studio di Graziano (Graziano 1999) ha indagato la convergenza dei segnali visivi e propriocettivi nella codifica neuronale della posizione del braccio a livello dei neuroni della corteccia premotoria ventrale della scimmia. L'animale era posto di fronte a uno stimolo visivo che si avvicinava al suo braccio oppure a un braccio finto, posizionato in maniera congruente o incongruente rispetto alla posizione del braccio reale. I risultati hanno mostrato che la frequenza di scarica dei neuroni, rispetto agli stimoli in arrivo, variava in funzione

della posizione non solo del braccio reale, ma anche di quello finto. Inoltre, quando il braccio artificiale veniva mosso, anche il CR visivo subiva in media uno spostamento nella stessa direzione, nonostante il braccio della scimmia fosse fermo. Pertanto, oltre all'informazione propriocettiva proveniente dal braccio reale, anche l'informazione visiva segnalata dal braccio finto modula la posizione dei campi recettivi multisensoriali di alcuni neuroni della corteccia premotoria ventrale.

Un altro studio di Graziano e collaboratori (Graziano et al. 2000) ha descritto le proprietà di alcuni neuroni multimodali presenti nell'area 5 della scimmia. In questo esperimento, le braccia dell'animale erano nascoste sotto un piano, mentre era visibile un braccio finto. Il disegno sperimentale era composto da quattro condizioni: sia il braccio reale sia quello artificiale potevano essere posizionati a sinistra o a destra. Gli autori hanno trovato che il neurone dell'area 5 era significativamente influenzato dalla posizione del braccio reale, rispondendo con un aumento della frequenza di scarica quando il braccio era posto a sinistra. Il dato interessante è che lo stesso neurone aumentava la sua frequenza di scarica anche alla vista del braccio finto, posizionato anch'esso a sinistra. Questi risultati suggeriscono che i neuroni dell'area 5 elaborano la posizione del braccio integrando il segnale visivo e il segnale somatosensoriale, a seconda della posizione codificata. In particolare, la frequenza di scarica era maggiore quando sia il braccio reale sia quello finto erano a sinistra, e minore quando entrambe le braccia erano posizionate a destra. È stato inoltre dimostrato che l'utilizzo di un oggetto al posto del braccio finto non influenzava la risposta dei neuroni, e lo stesso accadeva quando l'arto fittizio si trovava in una posizione anatomicamente implausibile. Infine, gli autori hanno utilizzato dei pennelli per stimolare le braccia della scimmia, in maniera analoga alla stimolazione visuo-tattile usata per indurre la RHI negli umani. Sono stati selezionati i neuroni che mostravano una preferenza di risposta per la posizione del braccio reale, ma non di quello finto. Immediatamente dopo la stimolazione, gli stessi neuroni erano sensibili alla posizione del braccio artificiale. Così come accade nei soggetti umani sottoposti all'illusione, la sintonizzazione neuronale sull'arto

finto era assente dopo una stimolazione visuo-tattile asincrona (Figura 2.3). Nello stesso studio, Graziano e collaboratori hanno trovato che i neuroni di SI non rispondevano alla visione del braccio finto. Sembrerebbe, dunque, che l'area 5 svolga un ruolo centrale nella rappresentazione della configurazione corporea: i neuroni di quest'area combinano gli input propriocettivi, visivi e i segnali motori al fine di codificare la posizione relativa delle parti del corpo.

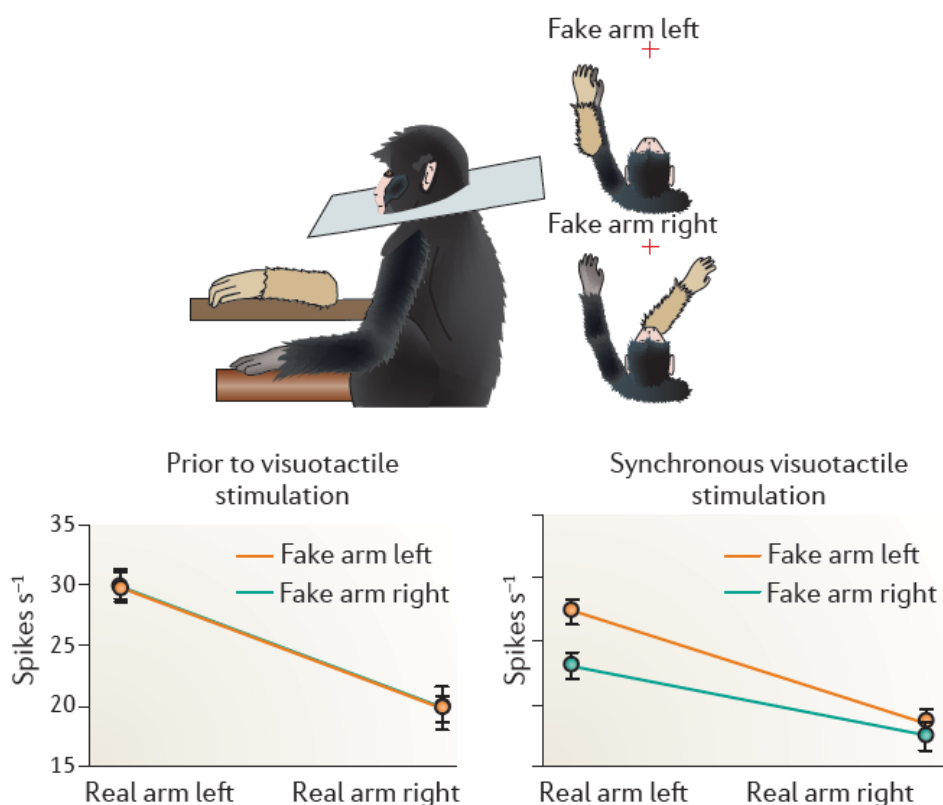


Figura 2.3. Alcuni neuroni del lobo parietale superiore dei macachi rispondono alla stimolazione visiva, tattile e propriocettiva. In questi neuroni, la posizione del campo recettivo visivo rimane ancorata alla posizione del braccio, sulla base dei segnali propriocettivi relativi alla posizione degli arti. Il pannello in alto mostra il disegno dell'apparato sperimentale usato nello studio di Graziano et al (2000) per testare se i neuroni erano sensibili alla posizione vista o sentita del braccio. Il braccio reale della scimmia era nascosto sotto un piano, mentre era visibile un braccio finto. Prima della stimolazione visuotattile (pannello in basso a sinistra), il neurone mostrava una frequenza di scarica maggiore quando il braccio reale era posizionato a sinistra rispetto a destra, ma la posizione del braccio finto non influenzava la frequenza di scarica del neurone. Dopo la stimolazione sincrona (pannello in basso a destra), ma non dopo quella asincrona, il neurone era sensibile alla posizione sia del braccio reale sia di quello finto. *Modificata da Blanke (2012)*

Un recente studio di Shokur e colleghi (Shokur et al. 2013) ha registrato l'attività di gruppi di neuroni dell'area motoria primaria (M_1) e dell'area somatosensoriale primaria (S_1) nei macachi, durante l'utilizzo di una variante virtuale della RHI. Le scimmie dovevano osservare su uno schermo l'immagine 3D di un braccio virtuale che veniva toccato da una pallina (tocco virtuale), mentre venivano realmente stimulate con dei pennelli le loro braccia nascoste alla vista (tocco fisico) (Figura 2.4). Il tocco virtuale e quello fisico potevano essere sincroni o asincroni. I risultati hanno mostrato che, trascorsi alcuni minuti, nella condizione di stimolazione sincrona i neuroni di S_1 e di M_1 iniziavano ad attivarsi in risposta alla sola vista del tocco virtuale del braccio proiettato sullo schermo. Gli autori hanno interpretato questi dati suggerendo che la presenza di risposte corticali in S_1 e in M_1 durante la stimolazione virtuale possa contribuire all'esperienza della RHI anche nelle scimmie, similmente a quanto accade negli umani.

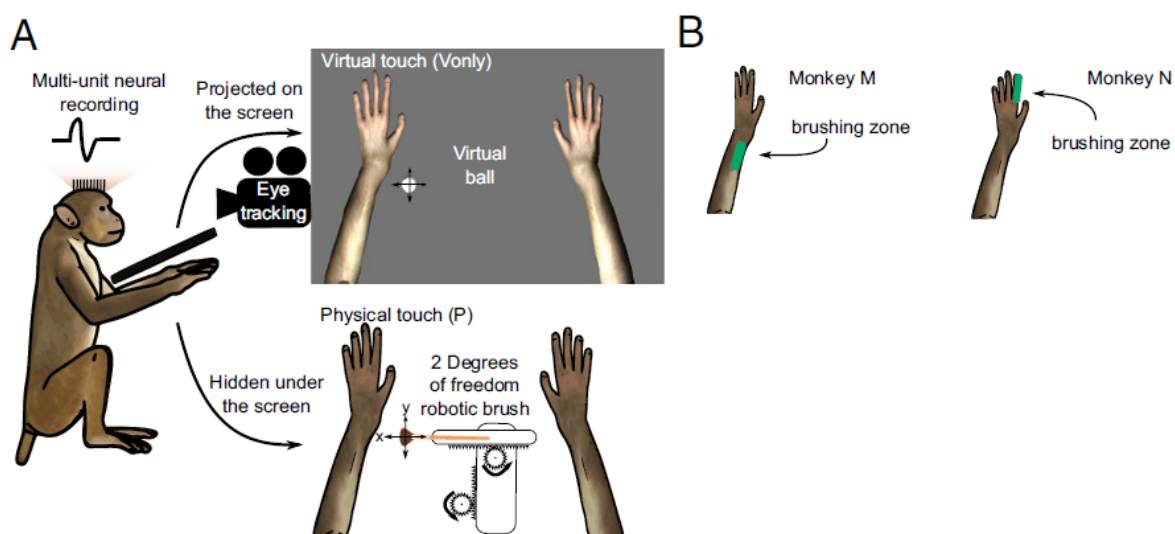


Figura 2.4. Apparato sperimentale e stimoli utilizzati nell'esperimento di Shokur e colleghi (2013). (A) Le braccia della scimmia erano bloccate e nascoste al di sotto dello schermo di un computer. Sullo schermo venivano proiettate delle braccia 3D. Il tocco fisico veniva applicato attraverso dei pennelli robotici. (B) Posizioni della pelle su cui venivano applicate le stimolazioni. *Da Shokur et al. (2013)*

2.3.2 Il corpo nel cervello: un possibile network neurale

Studi di neuroimaging hanno identificato l'esistenza di una regione cerebrale della corteccia visiva extrastriata, l'area extrastriata del corpo (EBA), altamente sensibile alla percezione del corpo umano. Quest'area risponde selettivamente a immagini del corpo e costituisce un sistema neurale specializzato per la percezione visiva del corpo umano (Downing et al. 2001). Inizialmente, EBA era stata descritta come un'area puramente percettiva (Downing e Peelen 2011), in grado di elaborare le informazioni visive in modo simile ad altre regioni categorie-specifiche nella corteccia ventrale occipitotemporale, come l'area fusiforme per i volti (FFA). Tuttavia, è stato suggerito che EBA possa costituire un'interfaccia tra i processi percettivi (via ventrale) e quelli motori (via dorsale). In particolare, uno studio recente di Zimmerman e colleghi (2018) ha evidenziato la connettività anatomica e funzionale di EBA con il lobulo parietale superiore (SPL), con l'opercolo parietale e con il giro postcentrale. Queste regioni parietali sono coinvolte nell'elaborazione somatosensoriale (Dijkerman e de Haan 2007), nell'integrazione delle informazioni somatosensoriali e visive durante i movimenti di raggiungimento e afferramento (Fogassi e Luppino 2005) e nel predire le posture del corpo durante l'esecuzione delle azioni (Wolpert, Goodbody, e Husain 1998). Secondo gli autori, l'accesso alle informazioni somatosensoriali, grazie alla connettività con le aree parietali, consentirebbe a EBA di codificare le posture del corpo utili per la pianificazione e l'esecuzione di azioni dirette a uno scopo (vedi anche Zimmermann, Meulenbroek, e De Lange 2012; Zimmermann et al. 2016). Inoltre, all'interno della corteccia visiva extrastriata è stata dimostrata l'esistenza di una regione che risponde selettivamente all'osservazione di mani (Bracci et al. 2010). Quest'area, localizzata nel solco occipitale laterale (LOS) di sinistra, mostrava una forte attivazione BOLD per le mani rispetto ad altre zone del corpo, inclusi i piedi e le singole dita. Questi dati sarebbero a favore dell'esistenza di una doppia dissociazione, a livello della corteccia laterale occipitotemporale, tra le rappresentazioni di una specifica parte del corpo, come la mano, nel LOS di sinistra (in cui l'attivazione per le mani era superiore

rispetto a quella per i corpi interi e per le altre zone del corpo), e la rappresentazione dei corpi in generale nell'EBA (dove le attivazioni per l'intero corpo e per le parti del corpo erano maggiori rispetto all'attivazione per le sole mani). Queste evidenze suggeriscono che l'informazione visiva sulle parti del corpo viene già processata a un livello precoce nelle aree occipito-temporali associative, le quali giocano un ruolo importante nei processi di integrazione multisensoriale alla base della consapevolezza corporea, grazie alla connettività intrinseca con le regioni parietali e premotorie.

Similmente a quanto osservato nello studio di Graziano (Graziano 1999) sulla convergenza degli input visivi e propriocettivi nella codifica neuronale della posizione di un arto a livello della corteccia premotoria ventrale della scimmia, Makin e colleghi (Makin, Holmes, e Zohary 2007) hanno condotto uno studio di risonanza magnetica funzionale (fMRI) sull'uomo con lo scopo di analizzare se le aree che codificano lo spazio che circonda le mani (spazio peri-mano) modificano la loro risposta durante la manipolazione dei feedback visivi e propriocettivi. L'esperimento prevedeva quattro condizioni sperimentali: 1) nella condizione *Real Hand*, la mano del soggetto era visibile, 2) nella condizione *Occluded Hand*, la mano era nascosta alla vista, 3) nella condizione *Dummy Hand*, una mano aliena era posizionata lungo la coscia del soggetto, mentre la vera mano era retratta e posizionata lungo la spalla, 4) nella condizione *Retracted-Hand*, la mano era retratta e situata lontana dal target. In ognuna delle condizioni sperimentali descritte, veniva presentato uno stimolo visivo vicino alla mano o lontano da essa. Le aree cerebrali che mostravano un'attivazione significativa per gli stimoli visivi presentati vicino alla mano dei soggetti, rispetto a stimoli simili che si muovevano lontano dalle loro mani, includevano la corteccia premotoria ventrale (PMv), il solco intraparietale (IPS) e il complesso occipitale laterale (LOC). In particolare, la parte anteriore dell'IPS (aIPS) mostrava una preferenza di attivazione solo nella condizione in cui lo stimolo visivo veniva avvicinato alla mano reale visibile, ma non quando questa veniva retratta o sostituita con la mano aliena, suggerendo che la corrispondenza e la

convergenza degli input propriocettivi e visivi sono entrambe necessarie per generare una risposta in quest'area. Inoltre, è emersa un'attivazione significativamente maggiore a livello del LOC e della parte posteriore dell'IPS (pIPS) quando lo stimolo visivo era presentato vicino alla mano visibile del soggetto, ma non quando questa veniva retratta, suggerendo che queste aree rappresentano gli stimoli visivi in coordinate centrate sulla mano. Il dato interessante è che la preferenza in termini di attivazione a livello di LOC e di pIPS per lo stimolo che si avvicinava alla mano aliena era simile a quanto osservato per la mano reale.

Dunque, lo studio suggerisce che, così come mostrato nello studio di Graziano, osservare uno stimolo visivo vicino a una mano aliena è sufficiente per cambiare la rappresentazione della posizione della mano nelle aree cerebrali che codificano lo spazio peri-mano: questo implica che l'informazione visiva proveniente dalla mano aliena è ulteriormente rinforzata quando combinata con l'informazione propriocettiva relativa alla posizione della propria mano, ma solo quando la mano finta si trova in una posizione anatomicamente plausibile.

A fronte dei risultati ottenuti, Makin e collaboratori hanno proposto un modello per spiegare il ruolo dello spazio peripersonale multisensoriale nell'ambito della RHI (Makin, Holmes, e Ehrsson 2008). Secondo questo modello, l'informazione visiva proveniente dalla mano aliena e quella propriocettiva proveniente dalla mano reale nascosta verrebbero trasmesse alle aree cerebrali multisensoriali che codificano la posizione della mano, quali la corteccia parietale posteriore, l'IPS, la PMv e il cervelletto. L'integrazione delle informazioni sensoriali sarebbe sbilanciata a favore della visione, a condizione che la mano aliena si trovi in una posizione anatomicamente plausibile rispetto al corpo del soggetto (in particolare quando la mano reale è statica). In queste circostanze, gli stimoli visivi presentati vicino all'arto alieno dovrebbero essere sufficienti a innescare i meccanismi peri-mano: la stimolazione visiva sulla mano aliena verrebbe quindi elaborata come se provenisse dalla mano vera. Dunque, una volta che lo spazio attorno alla mano aliena è codificato come spazio peri-mano, il tocco del pennello sulla mano aliena verrebbe

rappresentato in coordinate centrate su di essa (soprattutto a carico di pIPS). Allo stesso tempo, anche il tocco sentito del pennello che stimola la mano reale attiverebbe lo stesso meccanismo bimodale (a livello di aIPS avverrebbe l'integrazione dell'informazione visiva e tattile in coordinate centrate sulla mano). Questa congiunzione delle informazioni sensoriali visive e tattili in coordinate centrate sulla mano segnalerebbe la presenza di un singolo evento visuo-tattile sulla mano aliena (ruolo possibilmente svolto dalla corteccia premotoria). Di conseguenza, la sensazione del tocco si trasferirebbe dalla mano reale (non-visibile) a quella finta (visibile).

Lo studio fMRI effettuato da Ehrsson e colleghi (2004) ha investigato i meccanismi cerebrali sottostanti il senso di ownership per le parti del corpo, utilizzando il paradigma della RHI. L'esperimento era costituito da un disegno fattoriale 2x2 con quattro condizioni: "Sincrona Congruente" (la stimolazione era sincrona e la mano aliena era allineata con la mano reale del soggetto), "Asincrona Congruente" (la stimolazione era asincrona e la mano finta era allineata con la mano reale del soggetto), "Sincrona Incongruente" (la stimolazione era sincrona e la mano aliena era ruotata di 180° rispetto alla mano del soggetto, cioè le mani erano disallineate), "Asincrona Incongruente" (la stimolazione era asincrona e le mani erano disallineate). I risultati hanno mostrato un'attività significativamente maggiore a livello della parte inferiore bilaterale del solco precentrale e dell'opercolo frontale bilaterale (regione adiacente alla corteccia premotoria e all'area 44) durante l'illusione (condizione "Sincrona Congruente"), rispetto alle altre condizioni (Figura 2.6). Inoltre, i soggetti che avevano sperimentato più intensamente l'illusione nella Situazione Congruente (valutata soggettivamente mediante questionari), mostravano anche un aumento del segnale BOLD (Blood Oxygen Level-Dependent) nella corteccia premotoria bilaterale, descrivendo così una relazione lineare tra la valutazione soggettiva dell'illusione e il livello di attività neurale nella corteccia premotoria. È stata riportata anche una relazione significativa tra l'attività nel cervelletto (lobulo laterale destro) e la forza dell'illusione. Infine, gli autori hanno

analizzato l'evoluzione temporale del segnale nella corteccia premotoria rispetto al decorso temporale dell'illusione, riportando una maggiore attivazione di questa regione (corteccia PMv sinistra) dopo che i soggetti avevano indicato l'inizio dell'illusione. Una risposta temporale simile è stata osservata anche a livello del cervelletto destro.

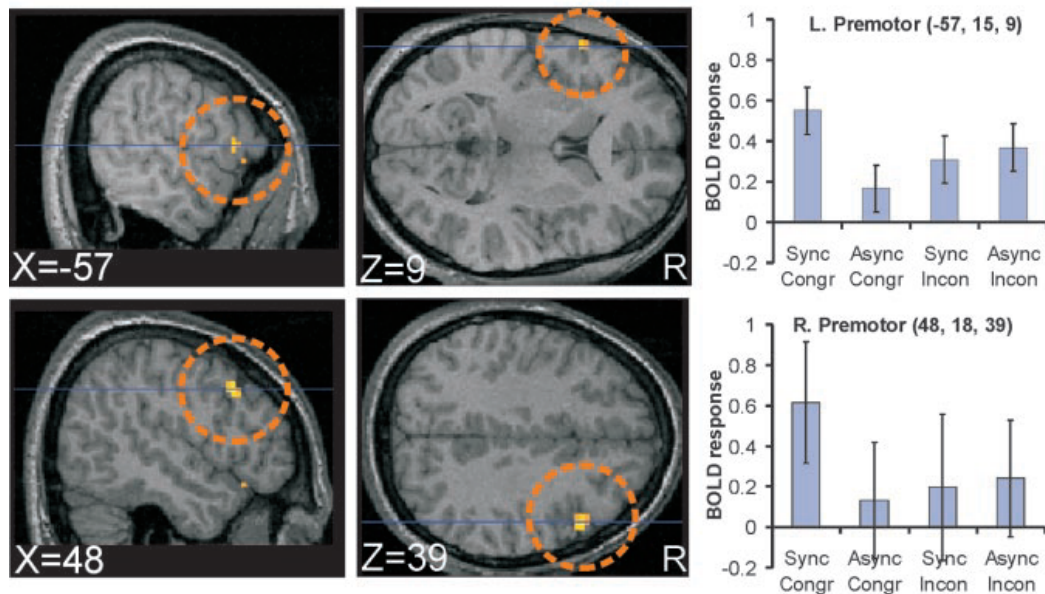


Figura 2.6. Risultati fMRI dello studio di Ehrsson et al. (2004). L'attività nella corteccia premotoria bilaterale rifletteva l'insorgere della RHI. I picchi dell'attivazione erano localizzati nella parte inferiore del solco precentrale. Da Ehrsson et al. (2004)

Gli autori hanno concluso affermando che l'attività neurale della corteccia premotoria potrebbe riflettere il senso di ownership per l'osservazione della mano aliena. Inoltre, l'attività della PMv sarebbe associata all'esperienza soggettiva che il corpo che l'individuo vede appartenga a sé stesso. Questo dato è in linea con l'ipotesi secondo cui l'attribuzione a sé stessi di parti del corpo dipenderebbe dall'integrazione multisensoriale nella corteccia premotoria in quanto parte di un possibile circuito che coinvolge anche la corteccia parietale e il cervelletto.

Uno studio di Tsakiris e colleghi (Tsakiris et al. 2007) ha sfruttato come correlato quantificabile associato all'insorgere dell'illusione il *drift propriocettivo* verso la mano aliena, ovvero il cambiamento percepito nella posizione della propria mano verso l'arto finto, come risultato della stimolazione visuo-tattile. Attraverso la

tomografia a emissione di positroni (PET), gli autori hanno identificato le aree cerebrali la cui attività metabolica correlava con questa misura propriocettiva di body ownership. I risultati hanno rilevato una correlazione positiva tra l'attività dell'insula posteriore destra e dell'opercolo frontale destro e il *drift propriocettivo* verso la mano aliena. Al contrario, quando il senso di ownership per la mano aliena non insorgeva, si osservava un'attivazione a livello di SI e di SII controlaterale (Figura 2.7). Gli autori hanno suggerito che l'attivazione di SI/SII potrebbe riflettere la salienza della rappresentazione della mano del soggetto quando il modello di stimolazione multisensoriale non supporta l'embodiment della mano aliena, ad esempio nella condizione di stimolazione asincrona oppure quando la mano di gomma è in una posizione anatomicamente incongruente rispetto alla mano reale.

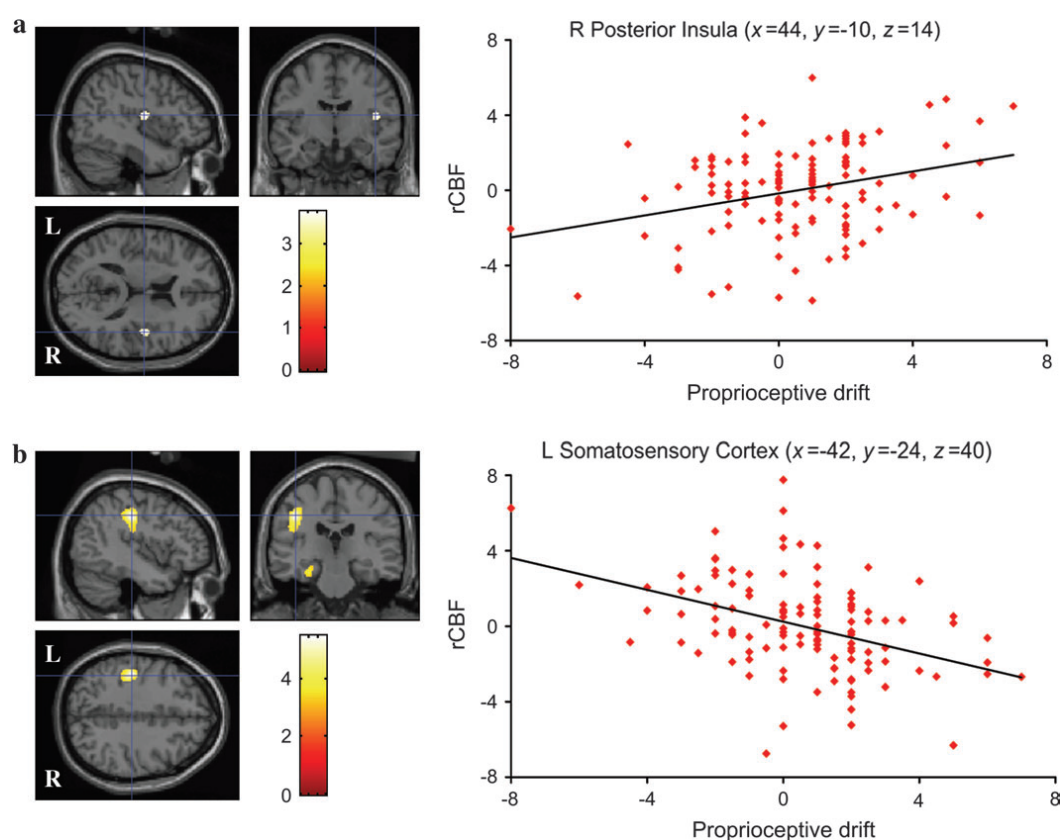


Figura 2.7. Risultati dello studio di Tsakiris e colleghi (2007). (a) L'attività nell'insula posteriore destra era positivamente correlata con il drift propriocettivo verso la mano aliena. (b) L'attività nella corteccia somatosensoriale sinistra era negativamente correlata con il drift propriocettivo verso la mano aliena. Da Tsakiris et al. (2007)

Un esperimento simile, utilizzando questa volta la stimolazione magnetica transcranica (TMS), ha indagato il ruolo svolto dalla giunzione temporo-parietale destra (rTPJ) nell'elaborazione degli eventi multisensoriali che possono o meno essere attribuiti al proprio corpo (Tsakiris, Costantini, e Haggard 2008). In particolare, un singolo impulso veniva mandato 350 ms dopo la stimolazione visuo-tattile sincrona della mano del soggetto e della mano di gomma, oppure della mano del soggetto e di un oggetto neutro. La TMS a livello della rTPJ riduceva significativamente l'embodiment per la mano aliena (*drift propriocettivo* lontano dalla mano finta) mentre aumentava l'embodiment di un oggetto neutro (*drift propriocettivo* verso l'oggetto osservato). Gli autori hanno ipotizzato che la rTPJ svolga un ruolo cruciale nel mantenere una rappresentazione coerente del proprio corpo, contribuendo all'elaborazione di stimoli corporei e non corporei sulla base delle informazioni multisensoriali. Infatti, quando l'attività neuronale a livello di rTPJ viene interrotta, la discriminazione tra ciò che può o non può far parte del proprio corpo diviene ambigua.

2.4 Disturbi neurologici del senso di body ownership

Sebbene il senso di ownership possa apparire del tutto scontato, varie condizioni patologiche rivelano la possibilità di provare una sensazione opposta, ovvero un senso di *disownership* nei confronti del proprio corpo. I disturbi relativi alla consapevolezza corporea si possono osservare sia in condizioni neurologiche (a seguito di lesione cerebrale, lesione periferica, attacco epilettico) sia in condizioni psichiatriche. Analizzando alcuni di questi disturbi, è possibile fare luce su cosa significa sentire il proprio corpo o incorporare oggetti esterni extra-corporei.

Nella maggior parte dei casi, l'esperienza di disembodiment è riferita a un singolo arto, ma talvolta può interessare diverse parti corporee o addirittura l'intero corpo. In generale, l'esperienza di disembodiment comprende una serie di sensazioni distinte (De Vignemont 2011): a) un senso di non familiarità che porta a percepire alcune proprietà del corpo come anomale; b) una sensazione di irrealtà per

cui il paziente riconosce la presenza dell'arto, ma allo stesso tempo lo percepisce come mancante, fatto di gomma, oppure non più vivo; c) un sentimento di totale inutilità vero la parte del corpo, che talvolta riflette l'effettiva paralisi dell'arto; d) infine, un senso vero e proprio di disownership, per cui una parte corporea viene percepita come aliena, sperimentando la sensazione che quella parte non appartenga al proprio corpo. In alcuni pazienti, il senso di disownership può essere accompagnato da credenze deliranti. È il caso della somatoparafrenia, un disturbo neurologico in cui i pazienti negano di possedere la parte del corpo controlaterale alla lesione cerebrale, attribuendola a un altro individuo (Vallar e Ronchi 2009). Talvolta, questi pazienti possono sviluppare sentimenti di ostilità nei confronti dell'arto alieno, manifestando comportamenti aggressivi verbali o fisici. È stata dimostrata l'esistenza di un gradiente distale-proximale nelle manifestazioni somatoparafreniche, con un coinvolgimento maggiore della mano, seguita dagli arti (braccio o gamba) e, solo raramente, dall'intera metà del corpo. Recenti esperimenti hanno fornito evidenze a favore di una interpretazione della somatoparafrenia come un disturbo della consapevolezza corporea di alto livello. Ad esempio, alcuni autori hanno analizzato la risposta di conduttanza cutanea in questi pazienti durante l'avvicinamento di stimoli nocivi verso la parte del corpo controlesionale (Romano et al. 2014). I risultati hanno mostrato una riduzione significativa sia delle risposte anticipatorie di conduttanza cutanea sia delle risposte di arousal per gli stimoli nocivi diretti alla mano controlesionale, rispetto a quelli diretti alla mano ipsilesionale. La somatoparafrenia è frequentemente associata a un danno dell'emisfero destro, in particolare, sembrerebbero essere coinvolte le regioni fronto-temporo-parietali e le aree temporo-parietali posteriori (TPJ), queste ultime responsabili della genesi del delirio. Più recentemente, sono stati descritti anche danni sottocorticali a livello delle strutture della sostanza bianca e della sostanza grigia (talamo, gangli della base e amigdala) (Gandola et al. 2012).

Alcune persone possono sperimentare delle illusioni complesse durante le quali riferiscono di percepire un secondo corpo o un secondo sé nell'ambiente

circostante. In questa categoria di esperienze rientra l'out-of-body-experience (OBE), in cui i soggetti percepiscono in modo estremamente vivido il loro "sé" al di fuori del proprio corpo, osservando il mondo circostante e il corpo stesso da una prospettiva elevata (Bünning e Blanke 2005) (Figura 2.8). Secondo Bünning e Blanke (2005), l'OBE è definita dalla presenza di tre fattori: (1) la sensazione di disembodiment, ovvero di collocare sé stesso al di fuori del proprio corpo; (2) l'esperienza di osservare il mondo da una prospettiva visuo-spaziale distanziata ed elevata; (3) e, infine, l'esperienza di vedere il proprio corpo (autoscopia) da questa prospettiva.

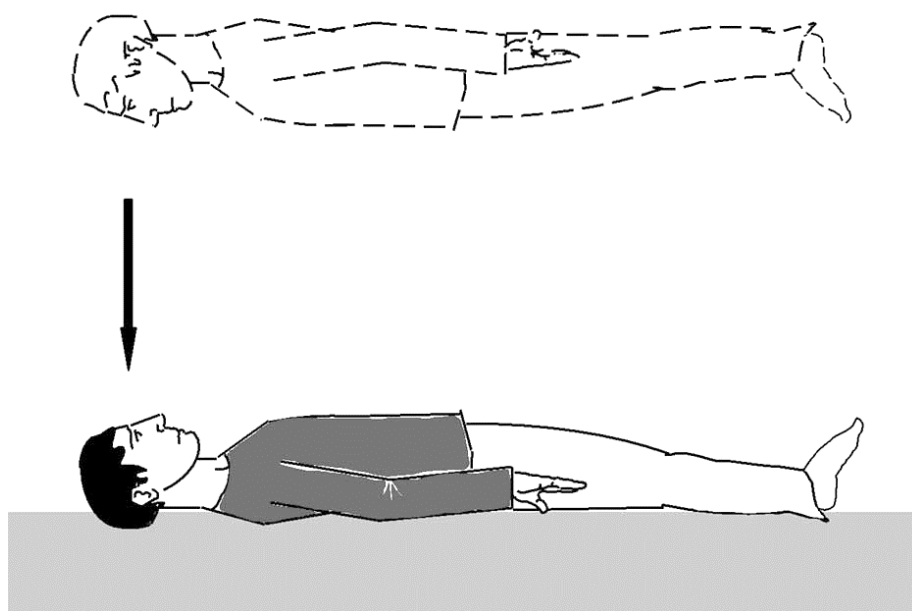


Figura 2.8. Fenomenologia dell'out-of-body-experience (OBE). Durante l'OBE, il soggetto vede il suo corpo (figura in basso) e il mondo dall'alto, in una posizione visuo-spaziale extracorporea (figura in alto). Il sé è localizzato al di fuori del proprio corpo fisico (disembodiment). La freccia indica la direzione della prospettiva visuo-spaziale del soggetto durante l'OBE. *Da Bünning et al. (2005)*

L'OBE è stata descritta in pazienti neurologici, ma anche nel 10% circa della popolazione sana (Blanke et al. 2004). Il disturbo neurologico più comune che può scatenare l'OBE è l'epilessia, ma sono stati riportati anche casi dovuti a ictus, emicrania e narcolessia. Sono pochi gli studi che hanno indagato in maniera sistematica i casi di OBE, tuttavia, la letteratura su questo argomento concorda

nell'evidenziare la presenza di una forte lateralizzazione delle lesioni nell'emisfero destro (Blanke e Arzy 2005). In particolare, sembrerebbe cruciale il ruolo svolto dalla TPJ nell'insorgenza di questo disturbo (Ionta et al. 2011). Data l'importanza dell'integrità di quest'area nell'elaborazione multisensoriale, alcuni autori hanno ipotizzato che l'OBE possa essere causata da un deficit funzionale nel processo di integrazione multisensoriale di basso livello (input visivi, tattili, propriocettivi e vestibolari) e da un'anomalia nell'elaborazione di alto livello in TPJ (Bünning e Blanke 2005).

Recentemente, Garbarini e colleghi (Garbarini et al. 2013a) hanno descritto una particolare categoria di pazienti emiplegici con lesione cerebrale destra affetti da una forma atipica di *emisomatoagnosia* (ovvero di tendenza a ignorare la parte controlesionale del corpo): questi pazienti, denominati E⁺, non negano in maniera esplicita l'ownership del braccio emiplegico, tuttavia, riconoscono come loro la mano dello sperimentatore e i movimenti che essa compie. La situazione appena descritta, benché somigliante alla RHI, è spontanea e non necessita di alcuna procedura sperimentale per indurre l'embodiment della mano aliena. Per osservare questo fenomeno di "embodiment patologico" (da qui il nome E⁺ attribuito a questa categoria di pazienti), è necessario che la mano aliena sia innanzitutto una mano umana (ad esempio, la mano dello sperimentatore), sia posizionata in coordinate egocentriche a fianco alla mano controlesionale del paziente e, infine, sia allineata con la spalla di quest'ultimo. Di conseguenza, l'embodiment patologico non si osserva nelle seguenti condizioni di controllo: quando la mano aliena è disallineata con la spalla del paziente, quando si trova in una prospettiva allocentrica o a fianco alla mano ipsilesionale, o ancora, quando viene utilizzata come mano aliena la mano di gomma solitamente impiegata durante la procedura della RHI. Contrariamente ai pazienti affetti da somatoparafrenia, i pazienti E⁺ non provano normalmente un senso di disownership nei confronti della parte del corpo controlesionale, né riferiscono credenze deliranti su di essa. Dunque, quando è presente soltanto la loro mano sinistra, la identificano correttamente come appartenente a loro stessi.

Tuttavia, quando anche la mano aliena dello sperimentatore è presente, non solo attribuiscono erroneamente a sé stessi l'arto alieno, ma allo stesso tempo non riconoscono come propria la loro mano sinistra, attribuendola a qualcun altro e manifestando un chiaro senso di disownership. Ciò suggerisce che in questi pazienti i due comportamenti deliranti, disownership della propria mano e ownership di una mano aliena, possano coesistere.

In diversi esperimenti è stato dimostrato che la convinzione dei pazienti E⁺ di possedere la mano aliena non è una semplice confabulazione verbale, bensì riflette un meccanismo di embodiment in grado di alterare le rappresentazioni motorie e somatosensoriali e le risposte fisiologiche.

In un esperimento (Garbarini et al. 2013a), veniva chiesto al gruppo sperimentale, costituito dai pazienti E⁺, e ai gruppi di controllo, costituiti dai soggetti sani e dai pazienti emiplegici senza embodiment patologico (E⁻), di tracciare delle linee con la mano destra e dei cerchi con la mano sinistra in tre condizioni: (1) in assenza della mano aliena, (2) in concomitanza con la mano sinistra aliena che disegnava dei cerchi in una prospettiva egocentrica oppure (3) in una prospettiva allocentrica. In condizioni normali, quando ai soggetti sani viene chiesto di tracciare contemporaneamente delle linee con una mano e dei cerchi con l'altra, entrambe le traiettorie assumono forme ovali, indicando che i programmi motori di una mano influenzano i programmi motori dell'altra (effetto di accoppiamento bimanuale). I risultati hanno mostrato un effetto di accoppiamento bimanuale statisticamente significativo nei pazienti E⁺ soltanto nella condizione in cui la mano aliena disegnava i cerchi in una prospettiva egocentrica (Figura 2.9). Secondo gli autori, l'esistenza di un tale effetto in questi pazienti mostra come la loro alterazione del senso di body ownership influisca sia sulla consapevolezza motoria (i pazienti erano convinti che la loro mano sinistra si stesse muovendo), sia sul senso di agency (i pazienti attribuivano i movimenti alieni a loro stessi).

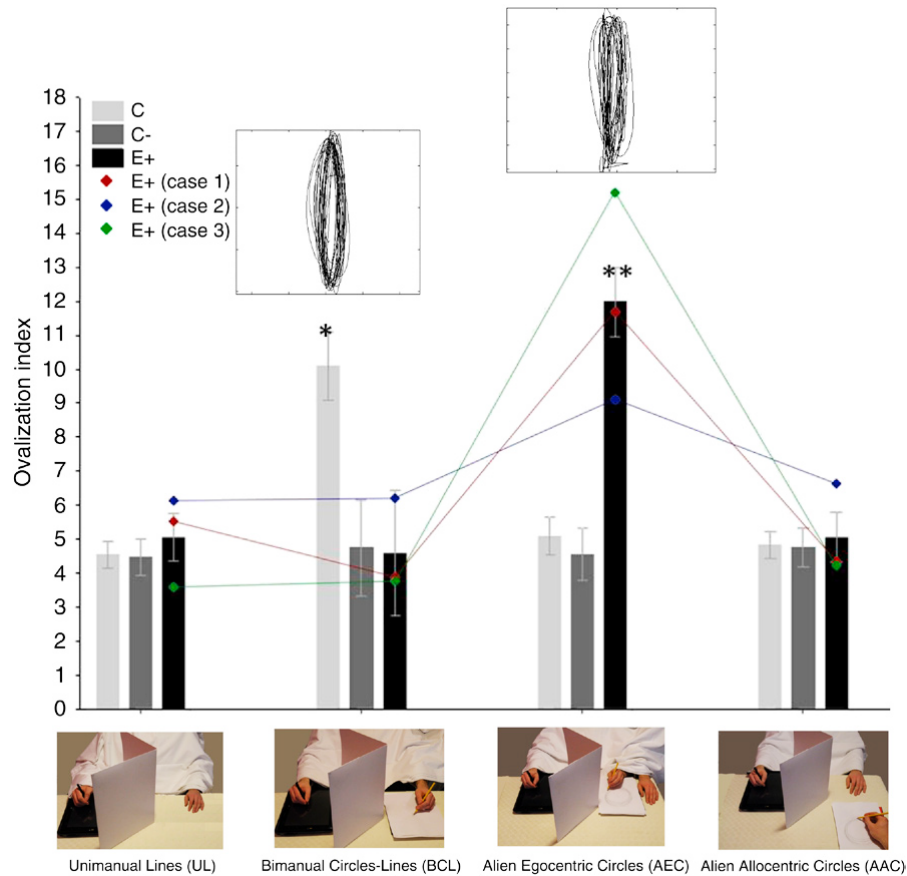


Figura 2.9. Risultati dell'esperimento di Garbarini e colleghi (2013). I grafici a barre mostrano i valori medi dell'indice di ovalizzazione per ciascun gruppo - controlli (C), pazienti E⁻ ed E⁺ - in tutte le condizioni. Le linee colorate mostrano i valori medi individuali di ciascun paziente E⁺ in ogni condizione. * P < 0,01; ** P < 0,001. Le due caselle nella parte superiore della figura sono esempi di ovalizzazione della mano destra in un soggetto di controllo che esegue il compito bimanuale e in un paziente E⁺ che esegue lo stesso compito in presenza della mano aliena in una prospettiva egocentrica. *Da Garbarini et al. (2013)*

Sulla linea dell'esperimento descritto sopra nei pazienti somatoparafenici, uno studio di Garbarini e colleghi (Garbarini et al. 2014) ha indagato le risposte di conduttanza cutanea nei pazienti E⁺ durante l'applicazione di stimoli nocivi sulla propria mano o su quella aliena. Gli autori hanno riportato una risposta di conduttanza cutanea per la mano aliena simile a quella osservata per la propria mano ipsilesionale, ma solo quando l'arto alieno si trovava nella parte controlaterale e in una posizione egocentrica rispetto al corpo del paziente. Sorprendentemente, i pazienti E⁺ hanno mostrato valori di conduttanza cutanea inferiori per la mano emplegica rispetto alla propria mano sana e alla mano aliena. Questo dato suggerisce che, quando l'arto alieno è presente, i pazienti E⁺

manifestano un senso di disownership nei confronti della propria mano controlesionale sia esplicitamente, come mostrato dai loro resoconti verbali, sia implicitamente, tramite una ridotta risposta di conduttanza cutanea.

Un altro interessante studio sui pazienti E⁺ ha mostrato come l'embodiment di un arto alieno possa modificare lo schema corporeo del paziente a tal punto da influenzare l'estensione percepita della propria mano corrispondente, determinando una modifica dello spazio peripersonale dopo l'uso di uno strumento (Garbarini et al. 2015). L'esperimento richiedeva di fornire una stima del punto medio del proprio avambraccio, prima e dopo un training di 15 minuti all'uso di un utensile. Al gruppo di pazienti E⁺ veniva richiesto di provare ad eseguire l'addestramento all'uso dello strumento con il proprio braccio paralizzato, mentre lo sperimentatore svolgeva effettivamente il training posizionando il suo braccio in maniera allineata (condizione E⁺) o disallineata (condizione E⁻) rispetto alla spalla del paziente. I soggetti sani (gruppo di controllo) eseguivano il training con il proprio braccio, oppure osservavano il braccio dello sperimentatore che eseguiva il compito mentre impugnavano o meno uno strumento simile a quello usato dal modello osservato (Figura 2.10). I risultati hanno dimostrato che, soltanto nella condizione E⁺, i pazienti fornivano una sovrastima della lunghezza del loro avambraccio nella fase post-training rispetto alla fase precedente l'addestramento, similmente a quanto accadeva nei soggetti sani nella situazione in cui svolgevano attivamente il training. Evidenziato lo stretto legame esistente tra la rappresentazione corporea, motoria e spaziale, gli autori hanno concluso che un senso di body ownership alterato può provocare, in condizioni come quelle osservate, una modulazione della rappresentazione sensoriale delle parti del corpo coinvolte nell'esecuzione dell'azione.

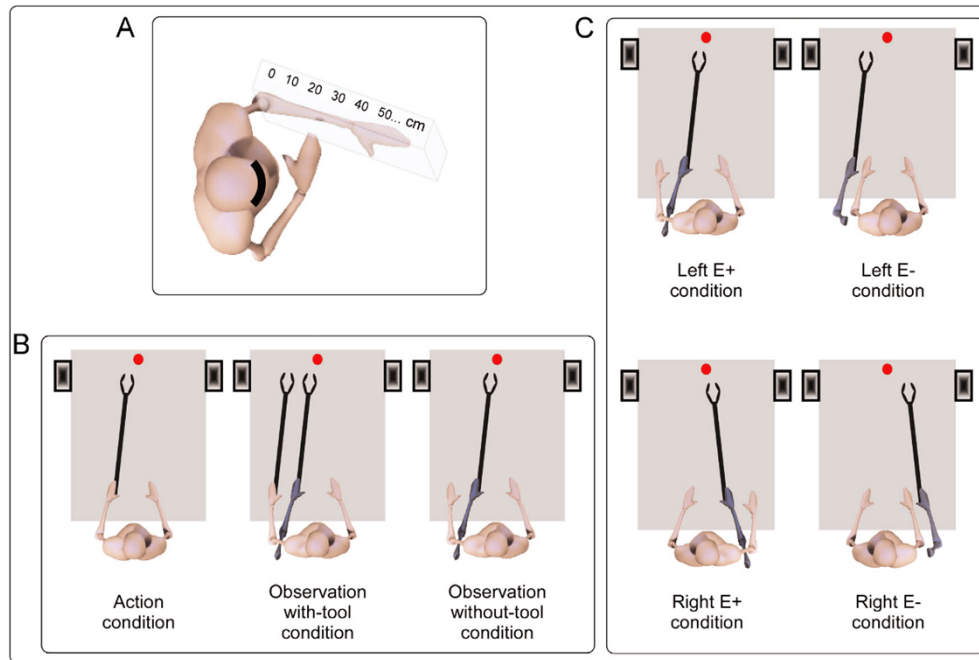


Figura 2.10. A, Compito di bisezione nello studio di Garbarini e colleghi (2015): il braccio del soggetto era poggiato all'interno di un piano in plexiglas trasparente per evitare il feedback tattile; i numeri in alto rappresentano il righello usato per calcolare il punto medio soggettivo in cm. B, Volontari sani hanno eseguito il compito nelle tre condizioni. C, Nei pazienti E⁺ il compito era eseguito dal braccio dello sperimentatore (in grigio), nella condizione E⁺ (con il braccio posizionato in linea con la spalla del paziente) e nella condizione E⁻ (con il braccio in una posizione più distale).

Il senso di ownership nei confronti di una mano aliena, oltre a manifestarsi nei pazienti E⁺, si osserva anche sperimentalmente, seppur in maniera non patologica, nei soggetti sani attraverso l'uso del paradigma della RHI. Esistono diverse similitudini tra l'embodiment patologico e la RHI: in entrambi i casi devono essere rispettati i vincoli spaziali (la mano aliena deve essere posizionata entro lo spazio peripersonale), i vincoli anatomici e prospettici (l'arto alieno deve trovarsi in una posizione anatomicamente plausibile rispetto al proprio corpo secondo coordinate egocentriche) e, infine, i vincoli riguardanti l'informazione visiva correlata al corpo (la mano aliena deve avere una forma simile a quella umana). Tuttavia, sebbene l'embodiment patologico si basi su vincoli simili a quelli della RHI, esistono anche importanti differenze. Innanzitutto, i pazienti E⁺ sperimentano l'embodiment della mano aliena in maniera del tutto spontanea come conseguenza di una lesione cerebrale. Di conseguenza, al contrario della RHI, non vi è la necessità di introdurre una stimolazione tattile in sincronia con quella visiva per indurre un

sensu di ownership nei confronti dell'arto alieno. In secondo luogo, mentre nella RHI è sufficiente fare uso di una mano artificiale, di gomma o di plastica, affinché si instauri l'illusione, nei pazienti E⁺ soltanto una mano reale è in grado di innescare il fenomeno dell'embodiment. Infine, i soggetti che sperimentano l'illusione della mano di gomma sono consapevoli del fatto che l'arto che osservano non appartiene al loro corpo, al contrario dei pazienti E⁺, i quali attribuiscono a loro stessi la mano aliena dello sperimentatore.

3 Obiettivi dello studio e ipotesi

Il paradigma della Rubber Hand Illusion (RHI) precedentemente descritto è in grado di alterare temporaneamente negli individui sani il senso di body ownership, inteso come la sensazione di appartenenza del proprio corpo. Alterazioni del senso di body ownership simili a quelle indotte dalla RHI si osservano anche in particolari condizioni patologiche, come conseguenza di un danno cerebrale che porta all'insorgenza di un disturbo della consapevolezza corporea: è il caso, ad esempio, dei pazienti con *embodiment* patologico (E⁺), i quali incorporano la mano dello sperimentatore all'interno della rappresentazione del proprio corpo. La maggior parte degli studi che ha indagato gli effetti della RHI, ha utilizzato come misura quantitativa dell'insorgere dell'illusione il *drift propriocettivo* verso la mano aliena, e cioè un errato posizionamento della propria mano in direzione della mano di gomma.

Da un punto di vista filogenetico, è possibile studiare la consapevolezza corporea analizzando il meccanismo sottostante il senso di body ownership anche nei primati non umani. Tale approccio consente anche di verificare se sono presenti caratteristiche legate alla plasticità della *body ownership*, come dimostrato nell'uomo sano e nei pazienti con lesioni, e quindi se essa sia soggetta a modificazioni in seguito all'applicazione di procedure sperimentali quali la RHI. Attualmente non è chiaro il funzionamento di questo meccanismo nei primati non umani. Gli studi hanno dimostrato che la RHI è in grado di influenzare il comportamento neuronale della scimmia, tuttavia, dal punto di vista comportamentale, è ancora incerto se una mano aliena possa ingannare l'animale. A questo scopo, il presente studio pilota ha utilizzato un paradigma comportamentale che prevedeva l'analisi cinematica del movimento al fine di indagare se è possibile modulare il senso di body ownership anche nella scimmia e confrontarne il comportamento con quello tipicamente dimostrato nell'uomo durante l'illusione. Il fine principale era quello di analizzare se la scimmia possiede una rappresentazione dello schema corporeo caratterizzata da vincoli temporali, spaziali e anatomici simili a quelli descritti nell'uomo. Per la

valutazione quantitativa del *drift propriocettivo* è stata utilizzata l'analisi cinematica del movimento di raggiungimento. La domanda sottostante il disegno sperimentale era se il processo di integrazione multisensoriale alla base della RHI sia sufficiente a modulare il senso di body ownership nella scimmia. In caso positivo, l'ipotesi è che vi sia differenza tra la stimolazione sincrona e quella asincrona nel compito di raggiungimento. In particolare, un aumento del numero di errori nel movimento di raggiungimento dopo la stimolazione sincrona suggerirebbe che la scimmia viene sistematicamente ingannata dalla mano aliena. Ciò potrebbe significare che nei primati non umani, come nell'uomo, l'integrazione sensoriale multimodale svolge un ruolo fondamentale nella costruzione del senso di body ownership. Altri parametri in grado di rivelare la plasticità della rappresentazione corporea nella scimmia sono: a) la maggiore incertezza nell'inizio del movimento (tempi di reazione più lunghi); b) una deviazione della traiettoria del movimento; c) lo spostamento sistematico del punto finale di raggiungimento verso la mano aliena, rispetto alla mano reale. Un'ipotesi ulteriore era che in seguito all'instaurarsi dell'illusione nella scimmia, le possibili modificazioni comportamentali si verificano solo quando la stimolazione applicata è sincrona, rispetto a una stimolazione asincrona, e solo quando la mano reale della scimmia è allineata con la spalla, vs. spostata esternamente.

Inoltre, la stessa procedura sperimentale a cui è stata sottoposta la scimmia è stata utilizzata preliminarmente come controllo anche su un gruppo ristretto di soggetti umani sani. Come ampiamente dimostrato in letteratura, il processo di integrazione multisensoriale svolge un ruolo cruciale nel determinare l'illusione della mano aliena. Ciò permette di ipotizzare che non solo nei soggetti umani, ma anche nei primati non umani, l'integrazione sensoriale multimodale svolge un ruolo fondamentale nella costruzione del senso di body ownership.

4 Effetti della Rubber Hand Illusion sul macaco: uno studio comportamentale

4.1 Materiali e metodi

4.1.1 Soggetti

Questo lavoro di tesi prevedeva l'utilizzo di due versioni di un paradigma comportamentale simile ottimizzate per primati non umani e per uomini. Il primo studio è stato realizzato su una scimmia (*Macaca mulatta*) di 8 anni del peso di circa 12 kg. Tutti i protocolli di sperimentazione e stabulazione rispettano le leggi europee sul benessere animale (*European Communities Council Directive November 24th, 1986 (86/609/EEC)*) e sono stati approvati dal Ministero della Salute (Autorizzazione 48/2016-PR del 20/01/2016).

Il secondo studio è stato condotto su un gruppo di quattro soggetti umani volontari sani, con anamnesi negativa per patologie neurologiche e psichiatriche, senza sintomi di tipo percettivo o motorio, destrimani in accordo con l'Edinburgh Handedness Inventory (Oldfield 1971). Questi soggetti sono stati reclutati e hanno partecipato allo studio senza alcun tipo di compenso. Prima dell'esperimento, tutti i partecipanti hanno firmato un modulo di consenso informato per la partecipazione allo studio.

Nelle sezioni successive si tratteranno i due studi separatamente.

4.1.2 Procedure di addestramento della scimmia

La fase sperimentale è stata preceduta da una lunga fase di addestramento volta ad abituare la scimmia ad interagire con gli sperimentatori. Tale abituação è stata condotta dapprima mentre il primate era all'interno della gabbia e, successivamente, mentre sedeva su una sedia per primati. Questa fase iniziale di training aveva lo scopo di stabilire un legame con la scimmia e di abituarla al contatto umano,

riducendo così il potenziale stress indotto dall'interazione con gli uomini e dalla prassi sperimentale stessa. Tutte le procedure di addestramento erano basate sul condizionamento operante con rinforzo positivo (Positive Reinforcement Training - PRT). Attraverso questa tecnica, l'animale veniva premiato per l'esecuzione dei comportamenti desiderati, mentre quelli indesiderati venivano ignorati. Non appena la scimmia eseguiva volontariamente il comportamento corretto, lo sperimentatore offriva una ricompensa (cibo) con l'intento di rafforzare la messa in atto del comportamento stesso nelle prove successive.

Dopo un periodo di abituazione a sedere nella sedia, l'animale veniva trasportato in laboratorio dove iniziava l'addestramento all'esecuzione del paradigma sperimentale.

4.1.3 Apparato sperimentale

La scimmia, seduta sulla sedia per primati, poteva appoggiare le braccia su un ripiano orizzontale (42 x 50 x 1,5 cm) posto all'altezza dell'addome, sul quale erano fissati tre posizioni di partenza (ciascuna collocata a una distanza di 20 cm dal tronco dell'animale), una situata a livello della spalla destra, le altre due sul lato sinistro, equidistanti dalla proiezione della spalla sinistra, ad una distanza di 5 cm l'una dall'altra, una medialmente (*posizione interna*) e una lateralmente (*posizione esterna*). Sopra al ripiano orizzontale era fissata una cornice in plexiglas (39 x 49 x 2 cm), inclinata di 8° sul piano antero-posteriore, con la parte più bassa verso il collo della scimmia, dotata di due pannelli opachi scorrevoli che potevano essere inseriti per oscurare alla vista dell'animale il proprio braccio sinistro nella *posizione interna* o *esterna*. In alcune condizioni sperimentali (vedi sotto paradigma sperimentale) veniva introdotto un braccio sinistro finto, simile a quello della scimmia, realizzato in vetroresina e ricoperto di pelle sintetica prodotta mediante procedura tassidermica. Due videocamere (GoPro Hero5, frequenza di campionamento di 240 frames-al-secondo) erano fissate all'altezza del ripiano orizzontale di appoggio frontalmente, a 63 cm dalle posizioni di partenza, e sulla sinistra, a 31 cm dalla

posizione di partenza più esterna. Al margine del ripiano orizzontale distante dalla scimmia, allineato con la spalla sinistra era posto un LED capace di emettere luce rossa o verde, collegato ad un computer che ne poteva gestire lo stato per mezzo di un programma informatico sviluppato in ambiente LabVIEW 2010 (National Instrument; <http://www.ni.com/labview>).

Per l'analisi del movimento e l'acquisizione dei dati cinematici sono stati utilizzati due strumenti: videocamere con il software Tracker e il sensore inerziale EXL-S₃ (EXEL S.r.l; Bologna, Italia; frequenza di campionamento di 200 Hz) con il software EXL IMU Controller. Il primo sistema, attraverso la videoregistrazione, offre la possibilità di identificare le coordinate planari di una serie di punti all'interno della scena. In particolare, il software Tracker consente di tracciare in maniera semi-automatica la variazione di posizione di un marker dall'inizio alla fine del movimento e di estrarre, per ogni frame, la posizione spaziale, l'accelerazione e la velocità lineare ed angolare nei due assi ortogonali co-planari alla videocamera. Il marker consisteva in uno spot rosso disegnato direttamente sulla mano destra dell'animale in corrispondenza del dito mignolo. Per una corretta acquisizione delle immagini, le videocamere GoPro Hero5 erano fissate e collocate sul piano ortogonale all'azione dell'animale.

Il sensore inerziale è stato posizionato direttamente sul corpo dell'animale a livello del polso destro, mediante una fascia elastica aderente. I sensori inerziali EXL-S₃ sono dispositivi elettronici miniaturizzati che funzionano come unità di misura inerziali *real-time* (Inertial Measurement Unit o IMU). Sono dotati di un set completo di sensori MEMS: accelerometro triassiale, giroscopio triassiale e magnetometro triassiale. Sono inoltre dotati di un processore integrato a 32-bit (Cortex) per l'elaborazione dei dati e di un dispositivo Bluetooth per comunicare con un apposito software su PC. La CPU integrata fornisce gli algoritmi necessari per stimare l'orientamento dell'unità nello spazio, usando il filtro Kalman. Tale filtro serve ad eliminare gli errori presenti nel calcolo dell'orientamento (dovuti alla presenza di rumore nei segnali acquisiti dai 3 sensori). Il software restituisce un file

di testo contenente le seguenti informazioni: Dati riguardo all'ora dell'acquisizione, Numero del campione, Accelerazione ($accX$, $accY$, $accZ$), Velocità angolare ($GyrX$, $GyrY$, $GyrZ$), Campo magnetico ($MagX$, $MagY$, $MagZ$), Orientamento nello spazio (Q_0 , Q_1 , Q_2 , Q_3). Gli assi X, Y e Z sono mostrati nella seguente immagine (Figura 4.1) e sono solidali al sensore. Quando l'asse X punta a Nord e l'asse Y punta a Ovest, la quaterna relativa all'orientamento è $(1,0,0,0)$.

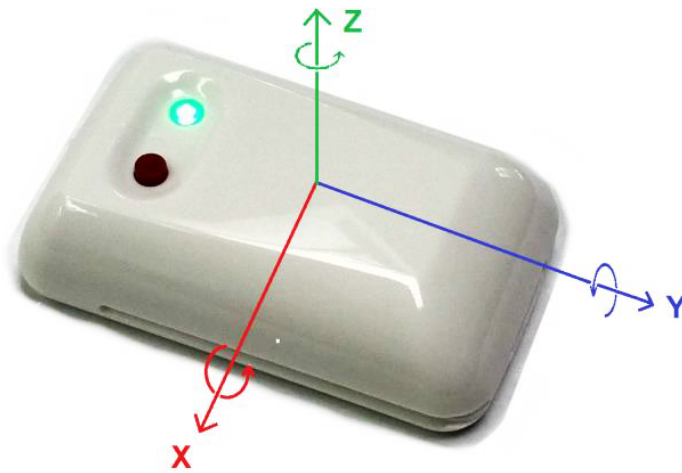


Figura 4.1. Immagine del sensore EXL-S3. L'orientamento del sensore nello spazio ha come sistema di riferimento la Terra, dove l'asse X punta a Nord, l'asse Y punta a Ovest e l'asse Z verso l'alto. L'orientamento del sensore è dato da un quaternione (q_0, q_1, q_2, q_3) che rappresenta la rotazione del sistema di riferimento del sensore rispetto a quello della Terra.

Gli accelerometri sono basati su tecnologie diverse ma il principio di funzionamento è il medesimo: si basa sulla rilevazione dell'inerzia di una massa sottoposta ad una accelerazione. La massa è collegata ad un elemento elastico e la sua posizione nel tempo viene acquisita da un sensore. In presenza di un'accelerazione, la massa (che è dotata di una propria inerzia) si sposta dalla propria posizione di riposo in modo proporzionale all'accelerazione subita. Il sensore trasforma questo spostamento in un segnale elettrico digitalizzabile.

Il giroscopio è un dispositivo fisico rotante che, per effetto della legge di conservazione del momento angolare, tende a mantenere il suo asse di rotazione orientato in una direzione fissa. Essenzialmente è costituito da un rotore a forma di toroide che ruota intorno al suo asse; quando il rotore è in rotazione il suo asse

tende a mantenersi parallelo a sé stesso e ad opporsi ad ogni tentativo di cambiare il suo orientamento. Questo meccanismo fu inventato nel 1852 dal fisico Jean Bernard Léon Foucault nell'ambito dei suoi studi sulla rotazione terrestre. Se un giroscopio è installato su una sospensione cardanica che permette alla ruota di orientarsi liberamente nelle tre direzioni dello spazio, il suo asse si manterrà orientato nella stessa direzione anche se il supporto cambia orientamento, fornendo informazioni sull'orientamento relativo del dispositivo che lo contiene. Come per gli accelerometri, un giroscopio triassiale può essere ottenuto come combinazione di tre giroscopi monoassiali. L'output di un giroscopio 3D calibrato è la velocità angolare espressa nel sistema di riferimento del sensore, ovvero la velocità angolare misurata rispetto agli assi X, Y, e Z. Nel presente studio di cinematica, saranno prese in considerazione esclusivamente le informazioni derivate mediante l'uso di questi ultimi due sistemi.

4.1.4 Fase di addestramento al paradigma sperimentale

La scimmia è stata addestrata a mantenere la mano destra sulla posizione di partenza destra, e la sinistra su una delle due posizioni, *interna* o *esterna*. Successivamente, è stata abituata ad essere toccata dallo sperimentatore a livello della mano sinistra o della faccia senza muovere le mani e, in un secondo momento, a rispondere al tocco rilasciando la posizione di partenza e andando a toccarsi la parte del corpo stimolata (mano o faccia). Non appena la scimmia ha imparato ad associare la stimolazione tattile sulle due zone corporee con il movimento appropriato, lo stimolo condizionante (tocco) è stato sostituito con un segnale visivo. In particolare, l'accensione del LED rappresentava il segnale di partenza per andare a toccarsi, ed in particolare il colore rosso istruiva la scimmia a toccare il braccio, il colore verde la faccia. Una volta che la scimmia ha raggiunto in questo compito una performance del 90%, si è passati ad una fase successiva del condizionamento. In questa fase, in momenti diversi la scimmia doveva tenere la mano sinistra su una delle due posizioni di partenza sinistre. Contemporaneamente

venivano fissati alla cornice i pannelli oscurati, in modo che non potesse vedere il proprio braccio, e il braccio finto (da qui definito *alieno*) veniva collocato nella posizione di sinistra non occupata dalla mano reale dell'animale. In queste condizioni, uno sperimentatore applicava una stimolazione tattile mediante l'uso di due pennelli alla mano della scimmia (non visibile) e a quella aliena (visibile). L'animale era addestrato a mantenere lo sguardo fisso sulla mano aliena tramite del cibo che veniva di volta in volta posizionato in corrispondenza della mano stessa. La scimmia veniva così rinforzata quando osservava il braccio alieno che veniva stimolato. La procedura di stimolazione prevedeva, come mostrato dagli studi sull'uomo (Botvinick e Cohen 1998) e sulla scimmia (Graziano et al. 2000), l'utilizzo di un pennello per stimolare il dorso della mano aliena e un altro pennello per stimolare la mano reale. La stimolazione tattile veniva prodotta in maniera sincrona o asincrona, e cioè lo sperimentatore stimolava contemporaneamente con gesto simile e sincrono i due arti, o li stimolava in maniera alternata, iniziando il movimento su un arto quando finiva quello sull'altro. Tale stimolazione aveva una durata di 2 minuti, tempo generalmente ritenuto sufficiente per l'insorgenza dell'illusione della mano di gomma (Ehrsson et al. 2004, Ehrsson 2005). Successivamente alla stimolazione, venivano condotte delle prove di raggiungimento, secondo uno schema a blocchi: in un blocco, la mano aliena era posta nella posizione *interna*; nell'altro blocco era collocata sulla posizione di partenza *esterna*.

4.1.5 Fase sperimentale

Durante il paradigma sperimentale della Rubber Hand Illusion (RHI), la mano sinistra della scimmia era sempre nascosta alla sua vista, mentre era visibile sul ripiano di appoggio la mano aliena. Per tutta la durata dell'esperimento, la scimmia indossava il sensore inerziale attorno al polso destro. Il compito sperimentale consisteva di quattro condizioni sperimentali: a) nella condizione "Interna Sincrona" (Int Sinc), la mano non visibile della scimmia era situata nella posizione esterna, la

mano aliena era visibile e in posizione interna allineata con la spalla, e veniva applicata una stimolazione sincrona; b) nella condizione “Interna Asincrona” (Int Asinc), la mano della scimmia e quella finta erano posizionate come nella condizione (a), ma la stimolazione era asincrona; c) nella condizione “Esterna Sincrona” (Est Sinc), la mano reale nascosta era collocata nella posizione interna in linea con la spalla, mentre quella finta era visibile nella posizione esterna e la stimolazione era sincrona; d) nella condizione “Esterna Asincrona” (Est Asinc), il posizionamento delle mani era identico alla condizione (c), ma la stimolazione era asincrona (Figura 4.2). Ogni blocco iniziava con una stimolazione iniziale (sincrona o asincrona, in base alla condizione sperimentale) di 2 minuti, seguita da 16 prove in cui la scimmia, a seguito dello spegnimento del LED rosso andava a toccarsi il braccio sinistro con la mano destra, intervallati, ogni 3 prove, da una breve stimolazione tattile (della stessa modalità di quella iniziale, sincrona o asincrona) della durata di 12 secondi.

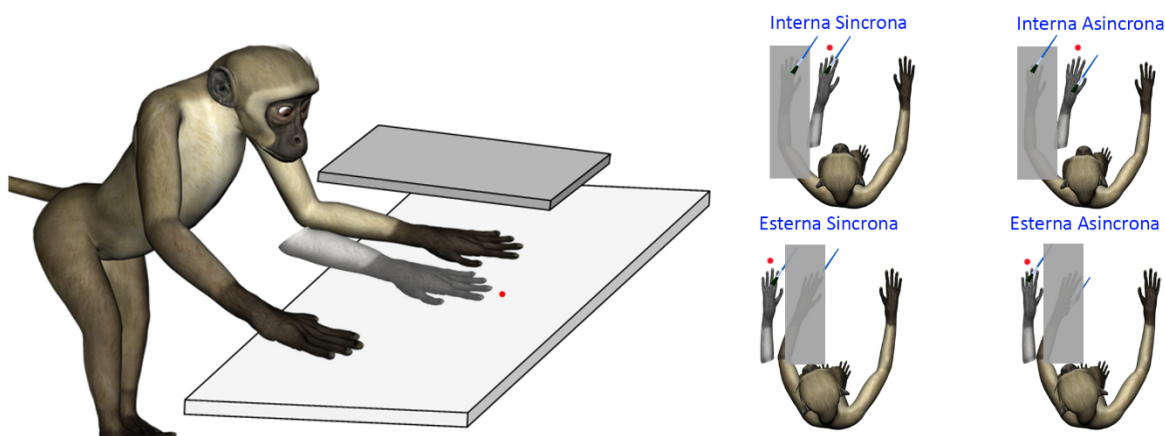


Figura 4.2. Rappresentazione grafica del paradigma sperimentale a cui è stata sottoposta la scimmia. A sinistra, la scimmia osserva la mano aliena (grigia) situata nella posizione interna, allineata con la spalla sinistra, mentre la mano reale sinistra è nascosta alla vista dell'animale da un piano. A destra sono rappresentate le 4 condizioni sperimentali (in tutte le condizioni, la mano aliena è sempre visibile, mentre quella reale sinistra è sempre nascosta alla vista della scimmia): Interna Sincrona (la mano aliena è nella posizione interna e la stimolazione è sincrona), Interna Asincrona (la mano aliena è nella posizione interna e la stimolazione è asincrona), Esterna Sincrona (la mano aliena è nella posizione esterna e la stimolazione è sincrona), Esterna Asincrona (la mano aliena è nella posizione esterna e la stimolazione è asincrona).

L'ordine di presentazione delle condizioni sperimentali è stato controbilanciato nelle sessioni sperimentali: in metà delle sessioni sono state presentate per prime le condizioni interne (a, b), nell'altra metà quelle esterne (c, d). All'inizio di ciascun blocco la modalità di stimolazione, sincrona o asincrona, veniva presentata in maniera casuale. Il passaggio dalle condizioni con mano aliena interna a quelle con mano aliena esterna prevedeva una pausa di cinque minuti, per consentire l'annullamento dell'illusione. Al termine delle sessioni sperimentali, la scimmia eseguiva una sessione di controllo che prevedeva il movimento di raggiungimento verso la faccia, nelle quattro condizioni sperimentali sopra descritte.

4.1.6 Apparato sperimentale per lo studio pilota sull'uomo

I partecipanti volontari sani hanno eseguito un compito motorio simile a quello testato sulla scimmia, ovvero l'esecuzione di movimenti di raggiungimento del proprio braccio in seguito all'applicazione della procedura di RHI, con stimolazione sincrona o asincrona. Il disegno e le condizioni sperimentali sono identici a quelli precedentemente descritti per lo studio sulla scimmia. Di seguito verrà descritto l'apparato sperimentale utilizzato per i soggetti umani, modificato nella struttura e nelle dimensioni per consentire l'adattamento al contesto di registrazione cinematica sull'uomo.

Il soggetto era seduto di fronte a un tavolo con un supporto orizzontale piano delle dimensioni di 100 x 70 cm, con le braccia appoggiate in posizione di riposo e allineate alle spalle. Sul piano erano fissate tre posizioni di partenza, una situata a livello della spalla destra (posizione di partenza), le altre due sul lato sinistro (posizioni di arrivo), equidistanti dalla proiezione della spalla sinistra, ad una distanza di 23 cm l'una dall'altra, una medialmente (*posizione interna*) e una lateralmente (*posizione esterna*). La distanza dalla posizione di partenza al punto medio tra la posizione interna e quella esterna era pari a 44,5 cm. Parallelamente al ripiano orizzontale era posizionato un secondo ripiano (35,5 x 40 x 23,5 cm), all'altezza della spalla del soggetto, che veniva posizionato con lo scopo di oscurare

alla vista del soggetto il proprio braccio sinistro nella posizione interna o in quella esterna. Perpendicolarmente al piano orizzontale erano fissate due videocamere (GoPro Hero5, frequenza di campionamento di 240 frames-al-secondo), una collocata frontalmente e l'altra lateralmente rispetto al soggetto (rispettivamente a una distanza di 73 cm e 23 cm rispetto al ripiano).

Ai soggetti veniva fatto indossare al dito indice un anello elastico con una pallina di diametro 1 cm di colore rosso (marker), che potesse essere facilmente visualizzata da sistemi di tracciatura automatica delle immagini, e un sensore inerziale EXL-S3 sul polso destro mediante una fascia elastica per la registrazione della cinematica del braccio del soggetto.

Sono stati utilizzati gli stessi sistemi di acquisizione dei dati descritti precedentemente nelle sezioni dedicate all'esperimento su scimmia.

Al termine della condizione Int Sinc, ai partecipanti veniva somministrato il Questionario di Embodiment (Botvinick e Cohen 1998), volto ad indagare l'embodiment della mano aliena. Il questionario prevedeva 6 domande con un punteggio da 1 = totalmente in disaccordo a 6 = totalmente d'accordo:

1. Mi sembrava di sentire il tocco del pennello nel punto in cui la mano di gomma veniva toccata.
2. Sembrava che il tocco che sentivo fosse causato dal pennello che stava toccando la mano di gomma.
3. Sembrava che la mano di gomma fosse la mia.
4. Sembrava che la mia vera mano si stesse spostando verso la mano di gomma.
5. Sembrava che il tocco che sentivo provenisse da un punto a metà tra la mia vera mano e la mano di gomma.
6. Sentivo come se la mia vera mano stesse diventando di gomma.

I primi tre quesiti esploravano l'insorgenza della RHI, i secondi tre erano domande di controllo, che servivano per mantenere sotto controllo la conformità, la suggestionabilità e l'effetto del compito. Le domande di controllo sono state create

per essere simili a quelle reali, ma differiscono da queste ultime per il fatto che non catturano l'esperienza fenomenologica del senso di body ownership.

4.1.7 Analisi statistica dei dati

Per l'analisi statistica sono state calcolate le medie di alcuni parametri cinematici per ciascuna condizione sperimentale, nei quattro soggetti separatamente: il tempo totale del movimento, la posizione di arrivo del movimento, il massimo e la media del modulo della velocità, la fase di decelerazione. È stata utilizzata l'Analisi della Varianza per misure ripetute (rmANOVA) con un disegno fattoriale 2x2, in cui la modalità di stimolazione (*Stim*) a due livelli (sincrona e asincrona) e la posizione (*Pos*) a due livelli (interna ed esterna) erano misure ripetute entro i soggetti. Per i confronti post hoc è stato utilizzato il test di Newman-Keuls.

Sono state considerate prove corrette tutte quelle prove in cui il soggetto muoveva la mano dalla posizione di partenza dopo l'accensione del LED, entro 1 s, e toccava la propria mano senza urtare il ripiano oscurante o la mano aliena.

5 Risultati

5.1 Esperimento nei soggetti umani

5.1.1 Resoconto dell'esperienza soggettiva in seguito a induzione della RHI

Tutti i soggetti hanno riportato che la stimolazione sincrona induceva sistematicamente la RHI. Tale illusione non veniva mai evocata dalla stimolazione asincrona, che è stata giudicata come poco piacevole e fastidiosa da un soggetto.

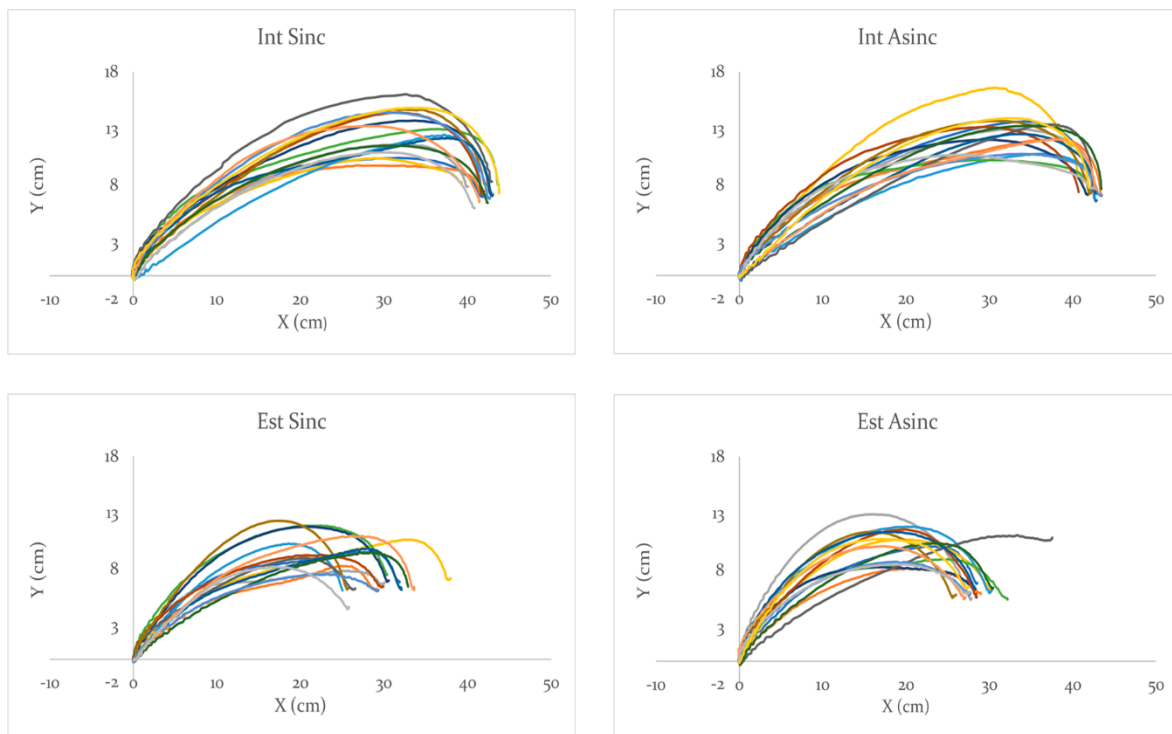
Per la valutazione dell'esperienza soggettiva di embodiment della mano aliena, è stato somministrato il Questionario di Embodiment (Botvinick e Cohen 1998, vedi materiali e metodi). I risultati del questionario sono riportati in Tabella 1. La media delle prime tre risposte nei quattro soggetti risulta di 5,3 ($\pm 0,78$), indicando che la RHI era presente in maniera intensa e costante, mentre altre sensazioni insorgevano meno frequentemente e in maniera meno costante, come mostrato dalla media delle seconde tre risposte (media = 2,25, $\pm 1,29$).

	D. n° 1	D. n° 2	D. n° 3	D. n° 4	D. n° 5	D. n° 6
Soggetto 1	6	6	4	1	1	2
Soggetto 2	6	6	6	2	1	3
Soggetto 3	5	4	5	1	2	2
Soggetto 4	6	5	5	5	3	4

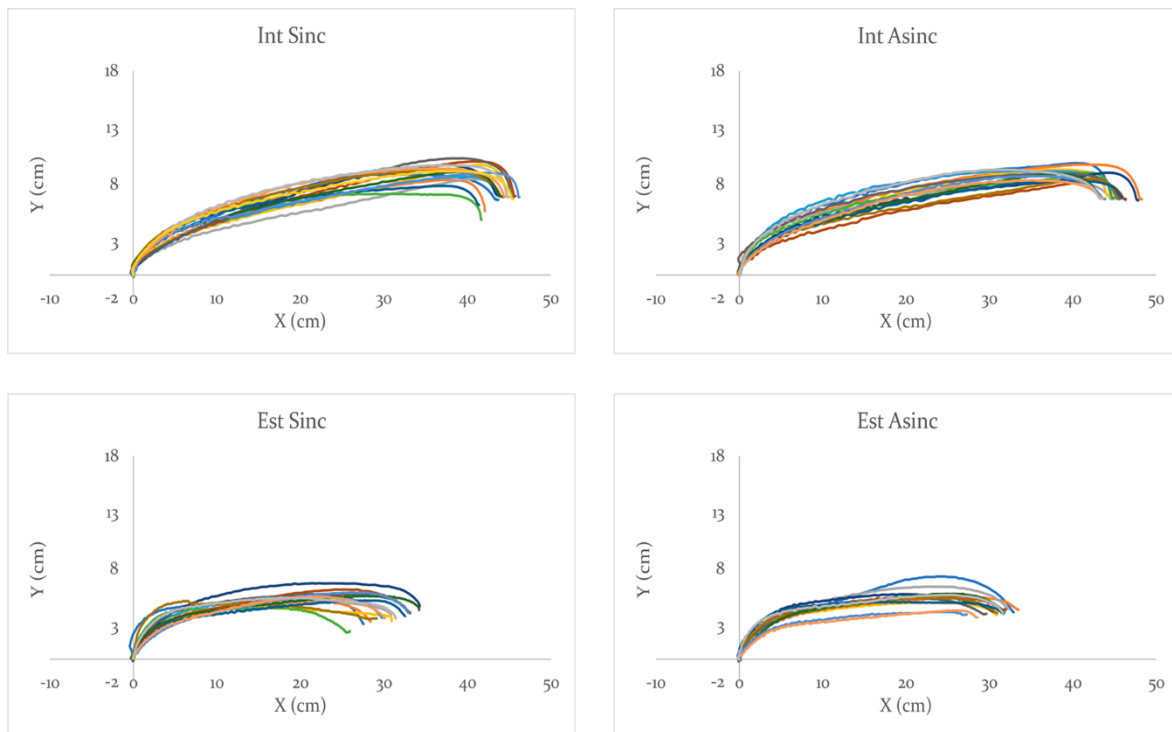
Tabella 1. Punteggi forniti al Questionario di Embodiment (Botvinick e Cohen, 1998). Il questionario includeva sei domande (vedi paragrafo 4.1.6). Ai soggetti veniva richiesto di fornire, per ogni quesito, un punteggio da 1 a 6 (1 = totalmente in disaccordo, 6 = totalmente d'accordo).

5.1.2 Traiettorie del movimento nelle diverse condizioni sperimentali

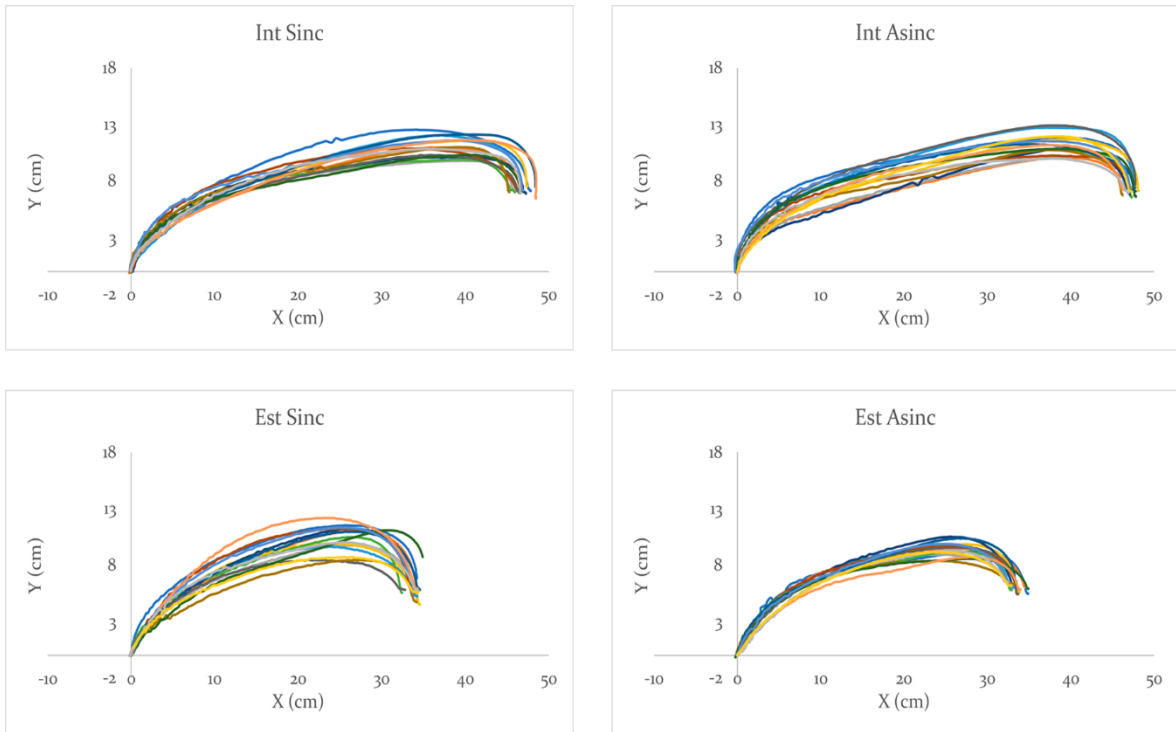
SOGGETTO 1



SOGGETTO 2



SOGGETTO 3



SOGGETTO 4

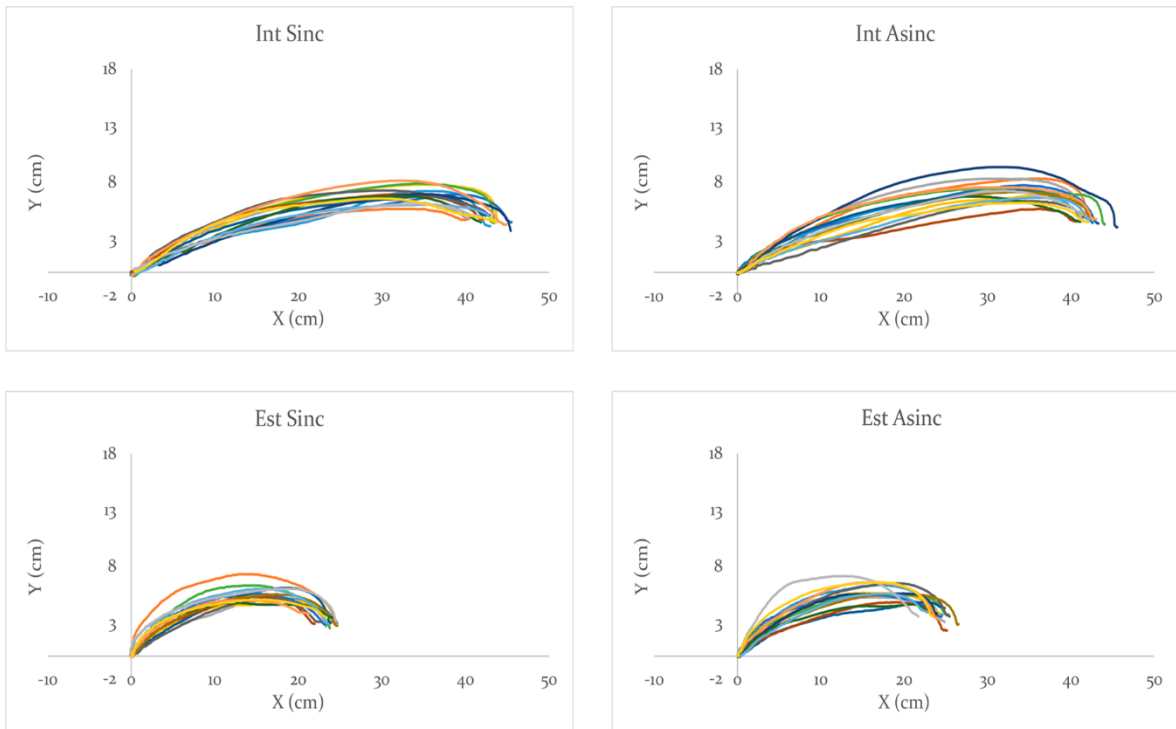


Figura 5.1. Traiettorie del movimento sull'asse X (ascisse) e Y (ordinate), misurata in cm. Ogni pannello rappresenta la traiettoria del movimento di ciascun soggetto nelle 4 condizioni sperimentali. Ogni curva rappresenta il profilo della traiettoria di una prova.

La figura 5.1 mostra la traiettoria dei movimenti eseguiti dai quattro soggetti nelle 16 prove nelle quattro condizioni sperimentali. Si può notare che mentre il movimento sull'asse X segue traiettorie molto simili in tutti i soggetti, quella sull'asse Y mostra una maggior variabilità intersoggettiva, in particolare il soggetto 1 e 3 alzano maggiormente la parabola in tutte e quattro le condizioni, mentre i soggetti 2 e 4 tengono traiettorie più basse. La posizione finale del movimento e la variabilità di tale posizione risulta comunque simile in tutti i soggetti, come dimostrato dalle statistiche condotte sulla posizione finale.

I soggetti sono risultati piuttosto accurati nel raggiungere la mano bersaglio. Questo risulta evidente anche dall'analisi statistica condotta sulle posizioni finali del movimento di raggiungimento sugli assi X e Y. Relativamente all'asse X, a parte gli evidenti effetti significativi in tutti i soggetti nel fattore posizione [$F_1(1,15)=478,88$, $p<,05$; $F_2(1,15)=1855,8$, $p<,05$; $F_3(1,15)=8839,1$, $p<,05$; $F_4(1,15)=2189,6$, $p<,05$], non emergono differenze significative tra le varie condizioni Sinc e Asinc, e non vi sono interazioni significative. Relativamente alla posizione sull'asse Y, a parte gli evidenti effetti significativi in tutti i soggetti nel fattore posizione [$F_1(1,15)=87,670$, $p<,05$; $F_2(1,15)=558,452$, $p<,05$; $F_3(1,15)=25,141$, $p<,05$; $F_4(1,15)=43,217$, $p<,05$], nel soggetto 3 risulta significativo anche l'effetto interazione *Stim x Pos* [$F_3(1,15)=18,544$, $p<,05$]. Il post hoc relativo indica che tale effetto è dovuto al fatto che nella condizione Est Asinc la traiettoria risulta meno elevata che nella condizione Est Sinc ($p_3<,05$).

5.1.3 Errori relativi alla posizione finale del movimento

Per quanto i soggetti siano stati piuttosto accurati nel compito di raggiungimento della propria mano (256 prove corrette su 258, considerando tutti i soggetti nelle quattro condizioni), sono emerse due prove caratterizzate da chiari errori (si veda Materiali e metodi per la definizione di prova corretta). Tali prove sono state escluse dalla descrizione delle traiettorie e dalle analisi cinematiche riportate nei paragrafi successivi, ma risultano particolarmente interessanti da descrivere. Infatti, il soggetto 1 nella condizione Est Asinc ha superato la posizione

della propria mano come per raggiungere la mano aliena, si è accorto *online* dell'errore ed ha corretto il movimento tornando verso la propria mano (Figura 5.2A). Il soggetto 2 ha commesso un errore di tipo diverso: nella condizione Int Asinc ha tenuto una parabola talmente bassa da andare a sbattere contro la mano aliena (Figura 5.2B).

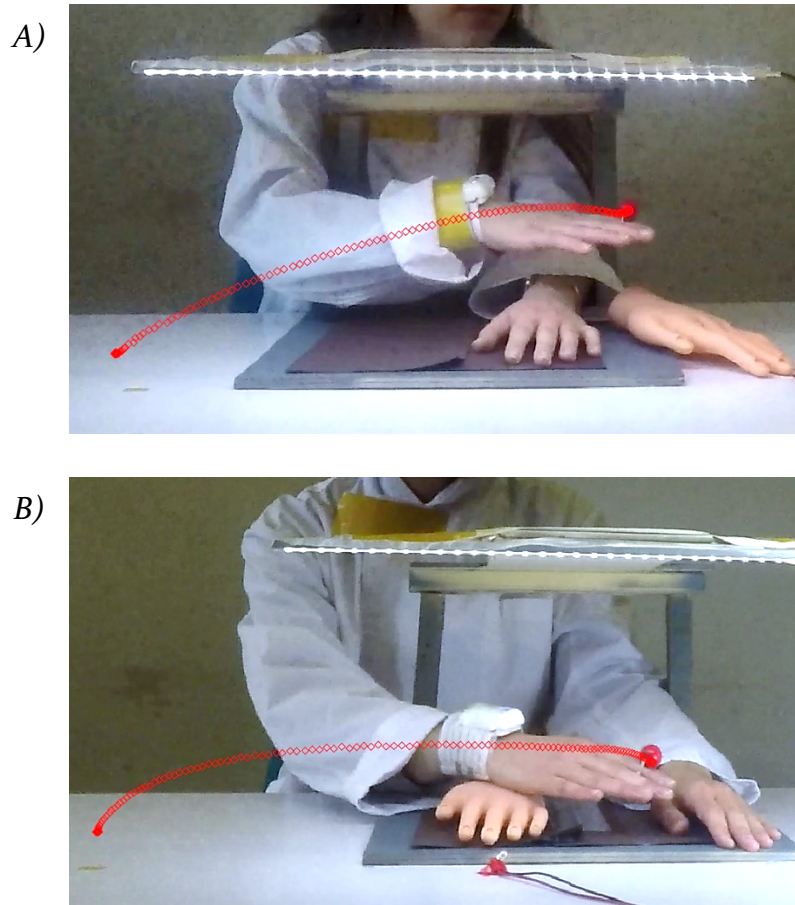


Figura 5.2. Errori di raggiungimento della posizione finale durante il movimento. I punti in rosso, rappresentati con il software Tracker, mostrano la traiettoria percorsa dalla posizione iniziale fino a quella in cui incorre l'errore. **A)** Il soggetto 1 sbaglia il compito, superando la posizione della propria mano in direzione di quella aliena. **B)** Il soggetto 2, per tutta la durata del movimento, tiene una parabola bassa, finendo per urtare contro la mano aliena nel tentativo di raggiungere la propria mano.

5.1.4 Durata del movimento

La durata del movimento (ΔT) è stata calcolata dall'analisi frame by frame dei video (si veda Materiali e metodi) come quel periodo temporale compreso tra l'inizio del movimento (primo istante temporale in cui variano la posizione in X e la velocità

istantanea) e l'istante temporale in cui la mano si ferma sul bersaglio (posizione sull'asse X massima e modulo della velocità nullo). In tutti i soggetti, la durata del movimento è significativamente maggiore quando la mano aliena è in posizione interna, rispetto alla posizione esterna [$F_{1(1,15)}=24,558$, $p<,05$; $F_{2(1,15)}=10,321$, $p<,05$; $F_{3(1,15)}=271,309$, $p<,05$; $F_{4(1,15)}=19,380$, $p<,05$]. In tre soggetti su quattro risulta significativo anche l'effetto interazione *Stim x Pos* [$F_{1(1,15)}=10,452$, $p<,05$; $F_{3(1,15)}=6,452$, $p<,05$; $F_{4(1,15)}=32,697$, $p<,05$], come mostrato in figura 5.3. Tale effetto dipende dal fatto che la durata del movimento nella condizione Int Sinc è più breve di quella Int Asinc; in due soggetti, invece, la durata della condizione Est Sinc risulta maggiore di quella della Est Asinc. Si noti che tutti i soggetti con effetto interazione significativo presentano un andamento generale simile.

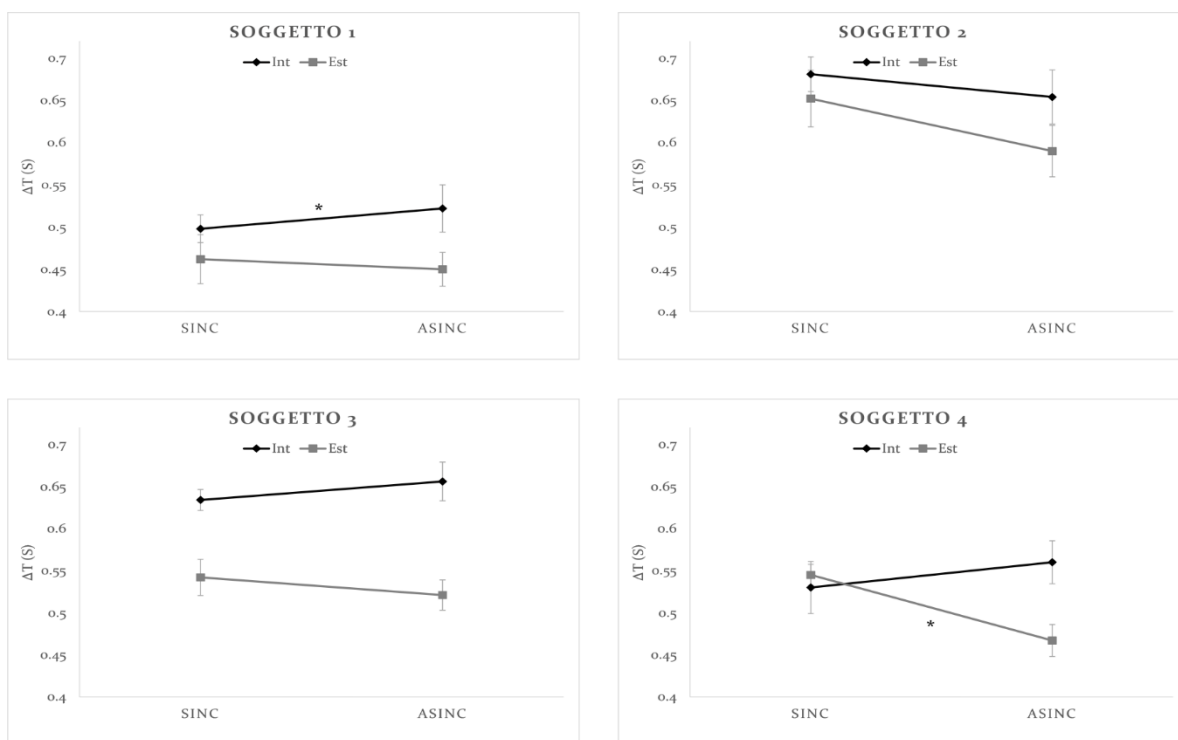
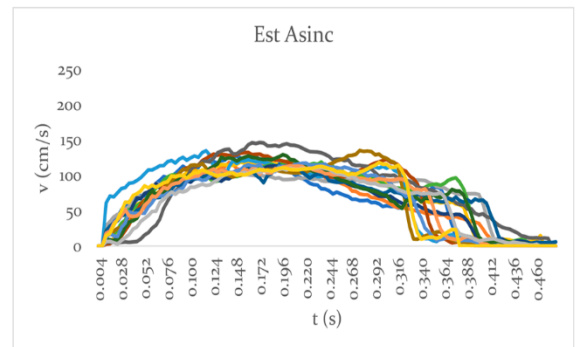
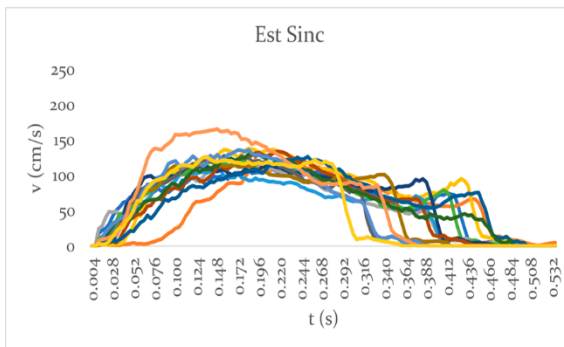
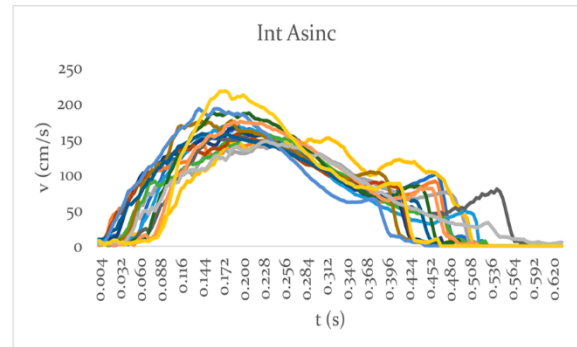
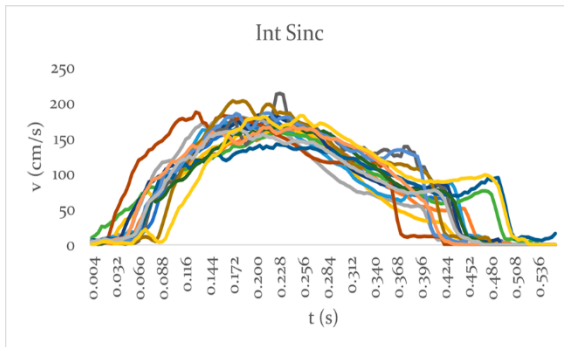


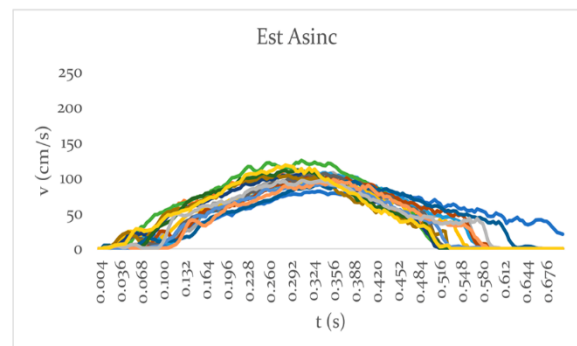
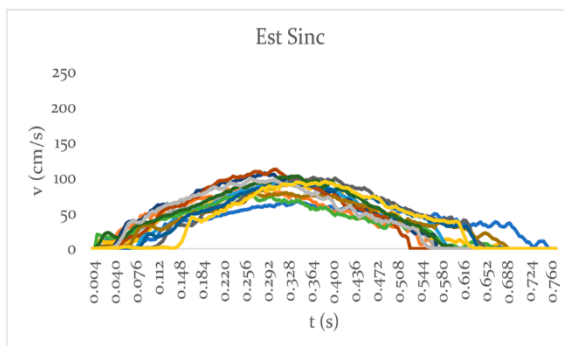
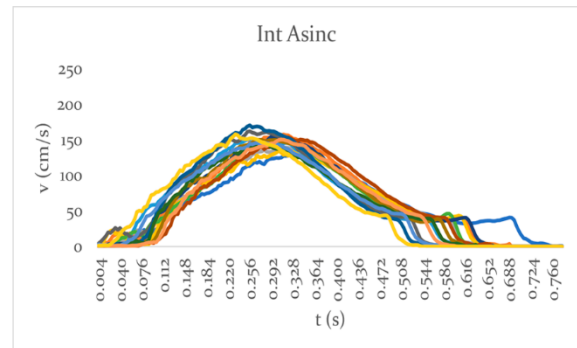
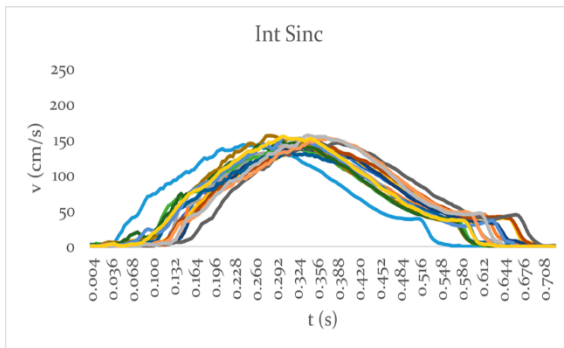
Figura 5.3. Medie e risultati statistici relativi alla durata del movimento (ΔT) espressa in secondi. In ogni pannello sono rappresentate le medie del parametro ΔT nelle diverse condizioni. Le barre verticali indicano intervalli di confidenza al 0,9. Gli asterischi indicano la presenza di una differenza significativa tra le due stimolazioni nella stessa posizione (rmANOVA 2x2, effetto interazione *Stim x Pos* $p<,05$; post hoc Newman-Keuls).

5.1.5 Velocità del movimento

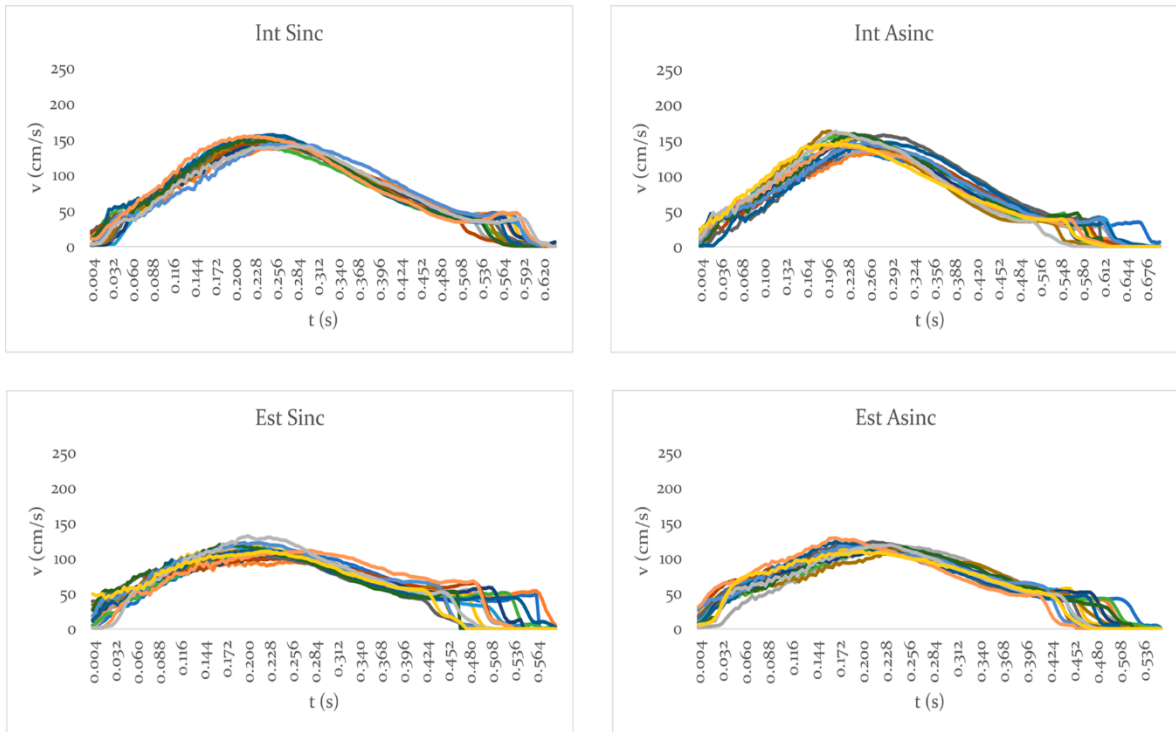
SOGGETTO 1



SOGGETTO 2



SOGGETTO 3



SOGGETTO 4

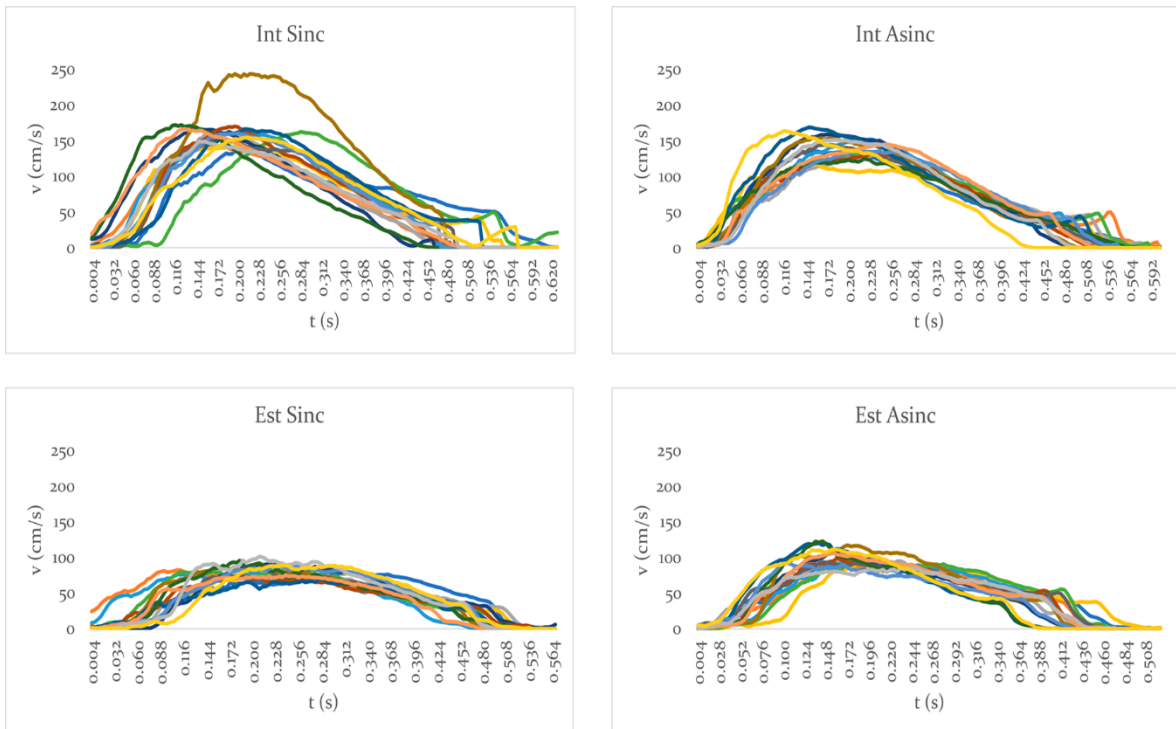


Figura 5.4. Profilo del modulo della velocità. In ascisse è rappresentato il tempo in secondi, in ordinate il modulo della velocità espresso in cm/s. Ogni pannello rappresenta il profilo delle velocità di ciascun soggetto nelle 4 condizioni sperimentali. Ogni curva rappresenta il modulo della velocità di una prova.

La figura 5.4 mostra il profilo della velocità nel tempo nelle diverse condizioni sperimentali dei quattro soggetti.

L'andamento della curva di velocità mostra un classico profilo a campana, in cui è possibile notare, come attesa, la differenza nel picco di velocità massima in funzione della differenza di distanza coperta dal braccio, e in particolare risulta maggiore quando il movimento di raggiungimento copre una distanza maggiore (posizione Int).

Per analizzare quantitativamente la velocità del movimento sono stati utilizzati due descrittori: il massimo del modulo della velocità (picco di velocità) e la media del modulo della velocità. Per confrontare i valori di velocità media per ogni condizione in ogni soggetto si è utilizzato lo stesso disegno statistico adottato per la durata del movimento.

In figura 5.5 sono rappresentati i valori medi del picco della velocità nelle quattro condizioni sperimentali per ogni soggetto. Il picco di velocità risulta significativamente maggiore per la posizione interna rispetto a quella esterna [$F_1(1,15)=118,06$, $p<,05$; $F_2(1,15)=533,17$, $p<,05$; $F_3(1,15)=294,92$, $p<,05$; $F_4(1,15)=294,92$, $p<,05$]. Nel soggetto 4 risulta anche significativo l'effetto interazione [$F_4(1,15)=27,524$, $p<,05$] e il post hoc, valutato con il test Newman-Keuls, rivela una differenza significativa tra tutte le quattro condizioni sperimentali. In particolare, la condizione Int Sinc risulta avere un picco di velocità maggiore della condizione Int Asinc ($p_4=,0016$), mentre la condizione Est Sinc ha un picco di velocità minore della condizione Est Asinc ($p_4<,05$). È interessante notare che un trend simile, seppure non statisticamente significativo, risulta presente anche nei soggetti 1 e 3 nelle condizioni interne e nei soggetti 2 e 3 nelle condizioni asincrone.

La figura 5.6 mostra i valori medi del modulo della velocità nelle quattro condizioni sperimentali per ogni soggetto. Anche in questo caso, in tutti i soggetti la velocità media risulta statisticamente maggiore nella posizione interna rispetto a quella esterna [$F_1(1,15)=148,04$, $p<,05$; $F_2(1,15)=132,83$, $p<,05$; $F_3(1,15)=111,87$, $p<,05$; $F_4(1,15)=228,87$, $p<,05$]. Nei soggetti 1, 2 e 4 risulta significativo anche l'effetto

interazione [$F_{1(1,15)}=5,607, p<,05; F_{4(1,15)}=19,4, p<,05$], e il relativo post hoc test rivela che nei soggetti 1 e 4 la condizione Int Sinc è caratterizzata da una velocità media significativamente maggiore rispetto alla condizione Int Asinc ($p_1<,05; p_4<,05$). Nei soggetti 2 e 4 risulta anche che la condizione Est Sinc ha una velocità media minore di quella Est Asinc ($p_4<,005$).

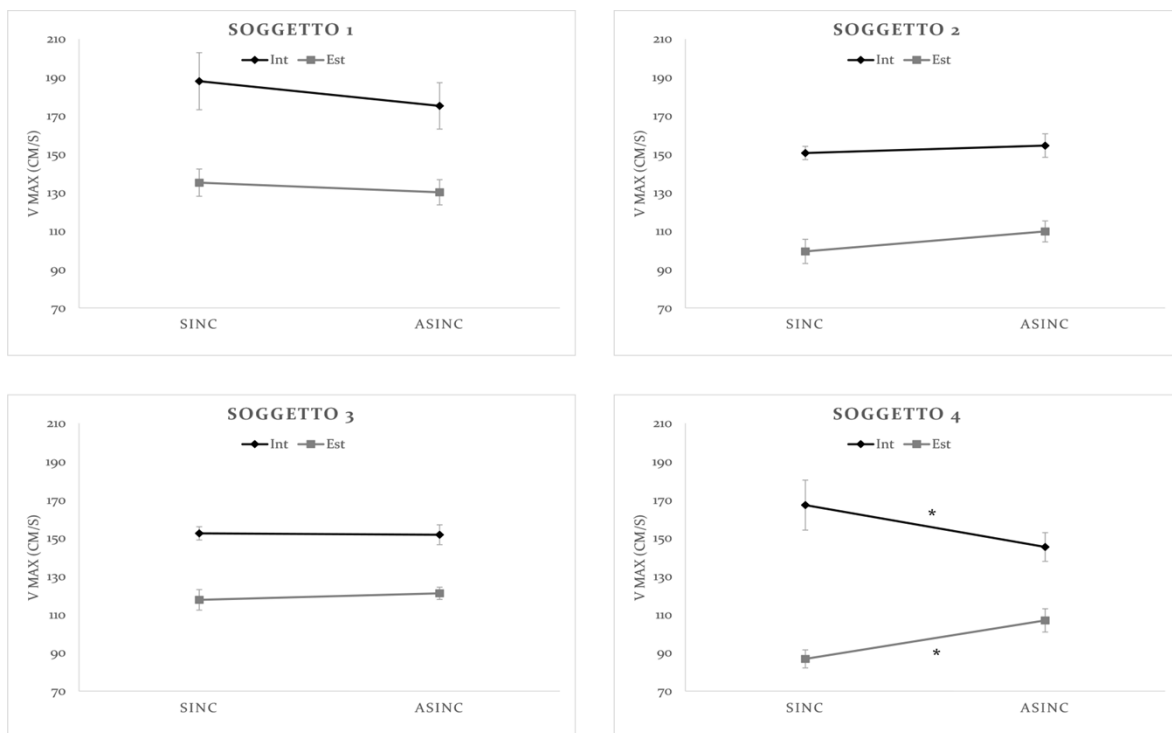


Figura 5.5. Medie e risultati statistici relativi al massimo del modulo della velocità (Vmax) espresso in cm/s. In ogni pannello sono rappresentate le medie del parametro Vmax nelle diverse condizioni. Le barre verticali indicano intervalli di confidenza al 0,9. Gli asterischi indicano la presenza di una differenza significativa tra le due stimolazioni nella stessa posizione (rmANOVA 2x2, effetto interazione *Stim x Pos* $p<,05$; post hoc Newman-Keuls).

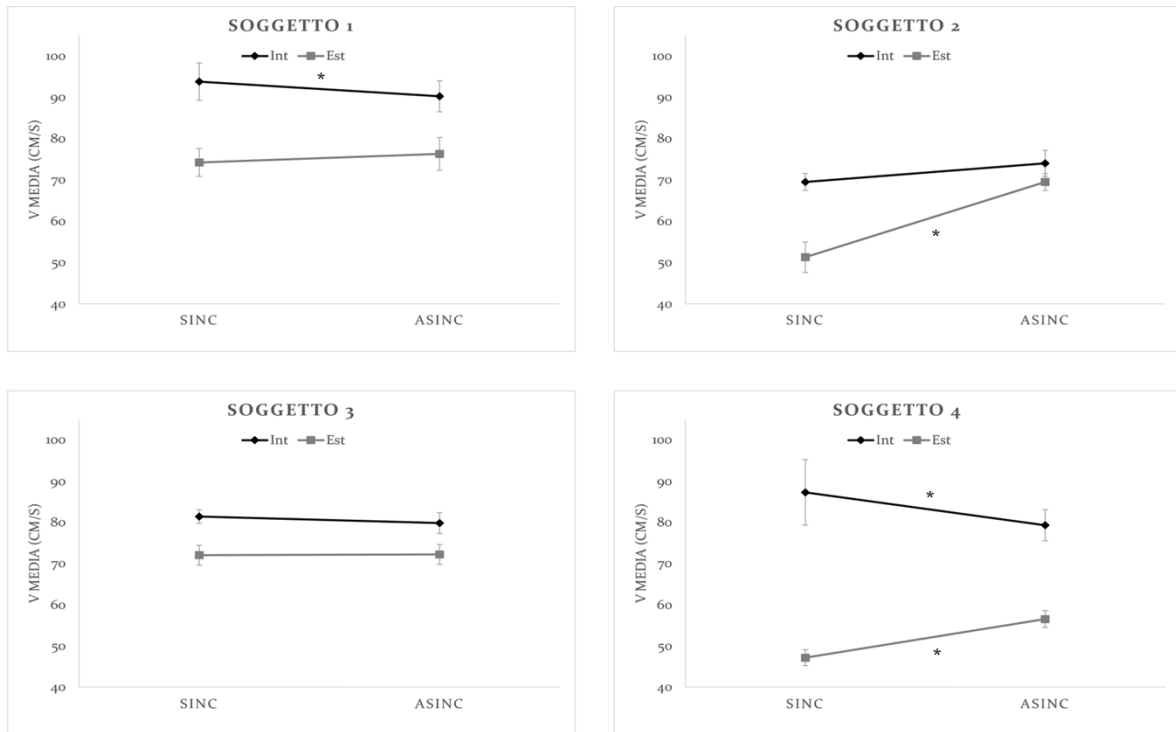


Figura 5.6. Medie e risultati statistici relativi alla media del modulo della velocità (V_{media}) espressa in cm/s. In ogni pannello sono rappresentate le medie del parametro V_{media} nelle diverse condizioni. Le barre verticali indicano intervalli di confidenza al 0,9. Gli asterischi indicano la presenza di una differenza significativa tra le due stimolazioni nella stessa posizione (rmANOVA 2x2, effetto interazione *Stim x Pos* $p < ,05$; post hoc Newman-Keuls).

5.1.6 Fase di decelerazione del movimento

È stato identificato il tempo in cui viene raggiunto il picco massimo del modulo della velocità. Tale coordinata temporale è stata utilizzata per dividere ogni prova sperimentale in una prima parte di accelerazione (T_1) e una seconda di decelerazione (T_2). Tali epoche temporali sono state normalizzate (in termini percentuali) sulla durata delle singole prove. L'analisi statistica rmANOVA ha rivelato che nei soggetti 2 e 3 c'è un effetto interazione *Stim x Pos* [$F_2(1,15)=9,756$, $p=,0069$; $F_3(1,15)=6,974$, $p=,0185$] e che il tempo di decelerazione T_2 della condizione Est Asinc risulta significativamente minore di quello della condizione Est Sinc ($p_2=,0153$). Dalla figura 5.7 si evince che il T_2 tende ad essere maggiore nella condizione Int Asinc rispetto alla condizione Int Sinc, anche se questo effetto non è significativo in nessun soggetto.

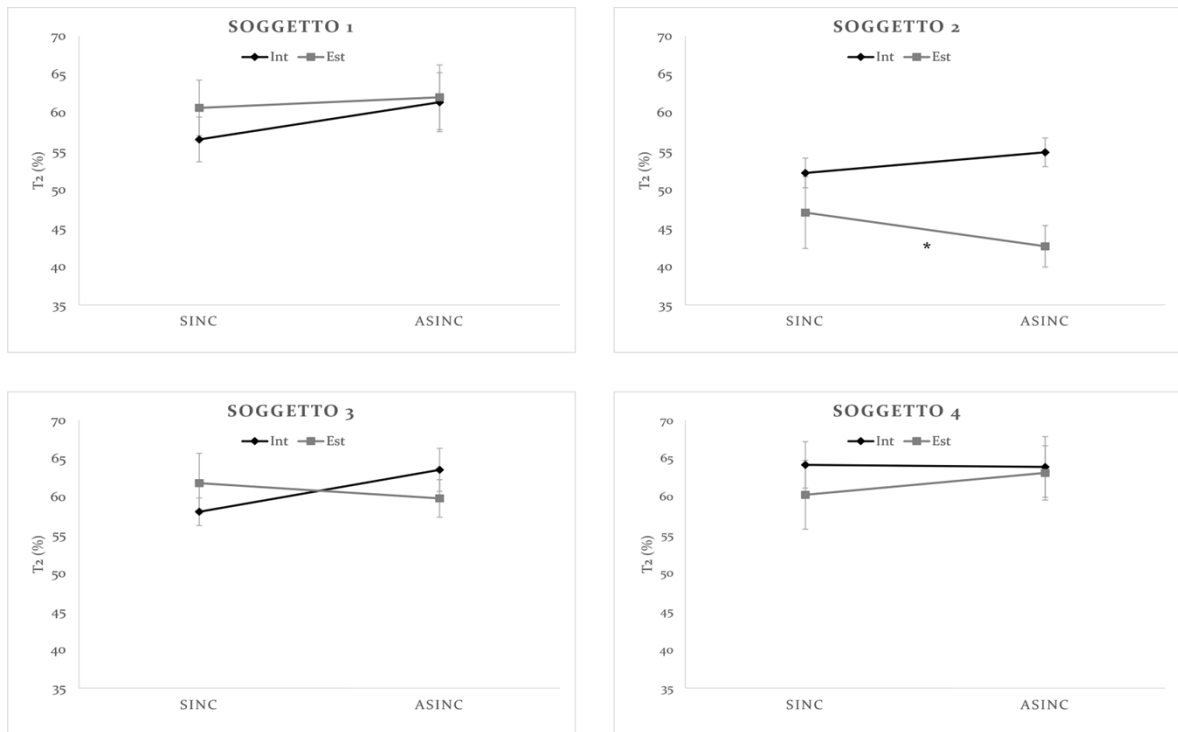


Figura 5.7. Medie e risultati statistici relativi al tempo di decelerazione del movimento (T_2) espresso in percentuale. In ogni pannello sono rappresentate le medie del parametro T_2 nelle diverse condizioni. Le barre verticali indicano intervalli di confidenza al 0,9. Gli asterischi indicano la presenza di una differenza significativa tra le due stimolazioni nella stessa posizione (rmANOVA 2x2, effetto interazione *Stim x Pos* $p < 0,05$; post hoc Newman-Keuls).

5.2 Esperimento su scimmia

Dopo la fase di addestramento dell'animale, abbiamo condotto una sessione sperimentale per registrare la cinematica del movimento nelle condizioni sperimentali. Sono stati al momento analizzati i dati relativi alle traiettorie osservate nelle condizioni Int Sinc e Int Asinc.

La figura 5.8 mostra la traiettoria e il modulo della velocità nelle diverse prove di ognuna di queste condizioni e la loro media.

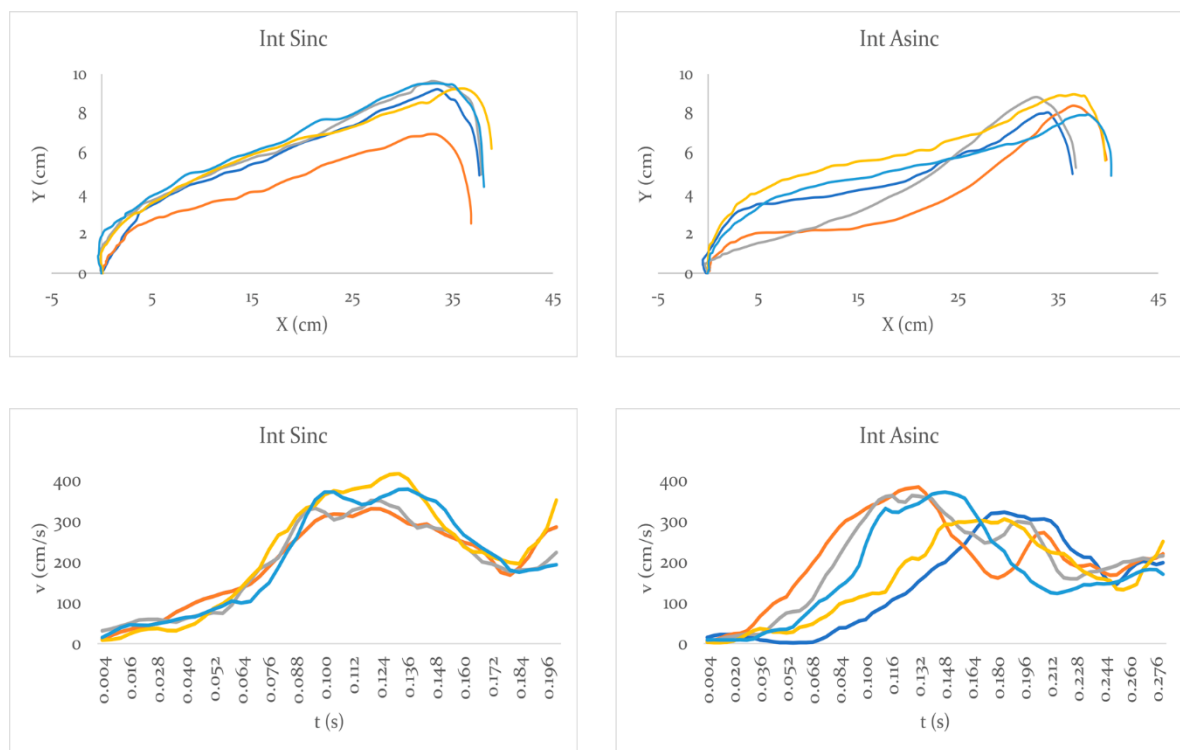


Figura 5.8. Traiettoria del movimento sull'asse X (ascisse) e Y (ordinate) in cm e profilo del modulo della velocità (cm/s). I due pannelli in alto rappresentano la traiettoria del movimento della scimmia nella condizione Int Sinc (sulla sinistra) e nella condizione Int Asinc (sulla destra). I due pannelli in basso rappresentano il profilo della velocità durante il movimento nelle stesse condizioni sperimentali. Ogni curva rappresenta il profilo della traiettoria e della velocità di una prova.

La traiettoria prodotta dalla scimmia è simile a quella osservata nei soggetti umani. Se ne discosta nella fase finale, per una diversa strategia condotta dalla scimmia che non tocca il proprio arto a mano aperta, ma lo afferra con tutta la mano. Questo risulta evidente da una maggior discesa (sull'asse Y) della curva nella

parte finale. Risulta inoltre evidente una velocità di esecuzione notevolmente superiore a quella dei soggetti umani (V_{max}). A causa della bassa numerosità di prove acquisite ad ora, non è stata condotta l'analisi statistica.

6 Discussione

Il presente lavoro di tesi si basa su risultati preliminari di due studi comportamentali condotti rispettivamente su soggetti umani e su macaco, volti ad evidenziare possibili differenze nella cinematica del movimento in seguito a induzione della Rubber Hand Illusion (RHI). In particolare, ai soggetti veniva richiesto di toccarsi con la mano destra quella sinistra dopo aver stimolato l'arto superiore sinistro con stimolazioni tattili atte a indurre la RHI (stimolazione sincrona) o inefficaci a tal fine, ma di uguale intensità sensoriale (stimolazione asincrona). Allo scopo di confrontare i possibili effetti riscontrati con i sintomi descritti recentemente in una serie di pazienti (E⁺, si veda Garbarini et al. 2013b, 2014, 2015), tale stimolazione è stata condotta con il braccio alieno posto internamente o esternamente rispetto al braccio sinistro del soggetto.

Lo studio su soggetti umani conferma l'efficacia della stimolazione sincrona nel produrre la RHI, come dimostrato dalle risposte dei soggetti alle domande del Questionario di Embodiment (Botvinick e Cohen 1998), e mostra che la stimolazione asincrona non induce tale illusione. Nonostante la presenza dell'illusione, i soggetti hanno mostrato un'ottima capacità di raggiungere l'obiettivo corretto, e solo in due casi (vs 256 prove corrette) hanno sbagliato target, raggiungendo o mirando alla mano aliena. Lo studio delle traiettorie della mano ha anche mostrato che ogni soggetto raggiunge con buona precisione lo stesso punto sulla mano in ogni condizione.

Lo studio ha evidenziato anche che la durata del movimento in seguito alla condizione Int Sinc è minore rispetto a quella Int Asinc, e l'opposto avviene nella posizione esterna. In maniera simile, il tempo di decelerazione nella condizione Int Sinc è minore che nella condizione Int Asinc, e il picco di velocità maggiore nella prima che nella seconda. Questi risultati, nel loro insieme, sono in linea con l'ipotesi che la stimolazione sincrona induca la RHI e di conseguenza il movimento sia pianificato come per raggiungere una mano dislocata più in prossimità della mano aliena.

Lo studio sul modello animale è in una fase molto preliminare, ma i risultati prodotti mostrano che è possibile addestrare i macachi in questo compito ed acquisire dati comportamentali con lo stesso paradigma utilizzato nei soggetti umani. Questo rende plausibile programmare un successivo studio volto alla definizione delle risposte neuronali durante l'insorgenza della RHI e alla produzione di un modello neurofisiologico di tale fenomeno basato su dati elettrofisiologici.

6.1 Efficacia nella produzione della Rubber Hand Illusion

Il questionario di valutazione dell'esperienza soggettiva somministrato ai soggetti umani, seppur normalmente utilizzato in letteratura, ha il limite di non essere in grado di identificare le tempistiche di insorgenza di tale illusione. Ehrsson e collaboratori (H Henrik Ehrsson, Spence, e Passingham 2004) hanno dimostrato che la RHI può insorgere in tempi piuttosto limitati (11 s), ridimensionando le tempistiche proposte inizialmente da Botvinick e Cohen (1998), che utilizzavano tempi di stimolazione molto più lunghi (1-30 minuti). La valutazione esatta della tempistica di insorgenza dell'illusione in ogni soggetto potrebbe essere estremamente rilevante per correlare gli effetti cinematici con aspetti percettivo-fenomenologici. Ulteriori approfondimenti e analisi saranno implementati successivamente nello studio per valutare questi aspetti.

In accordo con una vasta messe di studi precedenti (Armel e Ramachandran 2003; H. Henrik Ehrsson et al. 2004; Makin et al. 2008; Longo et al. 2008; Tsakiris e Haggard 2005), anche nel lavoro di tesi qui presentato, la stimolazione sincrona si è dimostrata efficace nel produrre la RHI. Infatti, tutti i soggetti hanno fornito risposte molto chiare in questa direzione al Questionario di Embodiment proposto. Invece, la stimolazione asincrona non è stata in grado di indurre tale illusione pur producendo, in un soggetto, una sensazione definita come poco piacevole. Questa valutazione soggettiva indica che la stimolazione asincrona non è forse una condizione adatta ad essere utilizzata come *baseline* da contrapporre alla situazione sperimentale (condizione sincrona). Questo dovrà essere dimostrato introducendo nel paradigma

un'ulteriore condizione di controllo in cui i soggetti dovranno agire in presenza di una mano aliena, ma in assenza di qualunque stimolazione sulle mani.

Un'altra osservazione sporadica ma, a mio parere, estremamente rilevante è rappresentata dalla presenza di errori nell'esecuzione del compito. Infatti, anche se, nella grande maggioranza dei casi (256 prove), i soggetti hanno raggiunto l'obiettivo corretto, in due prove due diversi soggetti hanno condotto movimenti mirati alla mano aliena. In un caso, tale movimento è stato bloccato e corretto in itinere, nell'altro, ha prodotto una traiettoria talmente bassa da portare la mano destra a sbattere contro la mano aliena. Si tratta ovviamente di pochissimi errori, commessi tuttavia in un compito di estrema semplicità. Sarà necessario un maggior numero di soggetti e di prove sarà necessario per valutare statisticamente se tali errori siano specifici per la condizione sincrona, e pertanto possano essere riconducibili all'insorgenza della RHI, o se invece siano presenti anche nella condizione asincrona, supportando l'ipotesi di errori di tipo attenzionale. Inoltre, è rilevante ricordare qui che i pazienti E⁺ descritti da Garbarini e collaboratori (Garbarini et al. 2013b, 2014, 2015, si veda paragrafo 2.4), presentano i sintomi esclusivamente o prevalentemente quando l'arto alieno è posto internamente. Per una comparazione con i pazienti E⁺, sarebbe importante quindi valutare se gli errori nel compito di RHI accadano più frequentemente nella condizione Int Sinc rispetto a quella Est Sinc.

6.2 La Rubber Hand Illusion induce una modificazione dello schema corporeo

Nel corso del tempo sono stati condotti numerosi studi sulla RHI (si veda ad esempio Tsakiris 2010), la maggior parte dei quali si è concentrata su aspetti percettivi, valutati in diversi modi, tra cui dei compiti di puntamento. In questi compiti, ai soggetti veniva indotta la RHI e poi veniva loro chiesto di chiudere gli occhi e di indicare con un dito la posizione della propria mano. In tutti questi studi, la mano aliena è sempre posta esclusivamente più vicina al corpo rispetto alla mano

reale (in una posizione simile a quella descritta come Interna nel presente studio). L'utilizzo di questo paradigma ha prodotto sistematicamente risultati che indicano una sottostima della posizione della propria mano (*drift propriocettivo*). Questo tipo di paradigma, basato sull'utilizzo di una valutazione percettiva esplicita, non è efficace nell'investigare gli effetti della RHI sulla modificazione dello schema corporeo, inteso come una rappresentazione del corpo nello spazio strettamente legato alle abilità sensori-motorie (Gallagher e Zahav 1988), che esiste anche indipendentemente dalla rappresentazione consapevole che abbiamo del nostro corpo. Il presente studio richiede di agire con movimenti autodiretti, in assenza di qualunque richiesta di valutazione esplicita sulla posizione relativa degli arti. Questo ci ha permesso di indagare gli effetti sulla plasticità della rappresentazione dello schema corporeo in seguito all'induzione dell'illusione, tramite l'analisi delle componenti implicite al movimento.

Vari risultati dello studio cinematico indicano un effetto della RHI sulla guida del movimento. In primo luogo, la durata del movimento durante le stimolazioni sincrone e asincrone risulta diversa. In particolare, la stimolazione sincrona riduce il tempo del movimento nella condizione interna e lo allunga in quella esterna. Questo è compatibile con l'ipotesi che lo schema corporeo sia modificato dalla RHI e che il soggetto programmi un movimento verso la propria mano *come se* questa fosse in una posizione più prossima alla mano aliena rispetto a quanto non sia in realtà. Si noti che tale modifica non dipende da nessuna richiesta di un giudizio percettivo esplicito, ma solo dall'utilizzo naturale del proprio schema corporeo. Questa ipotesi risulta confermata anche dalla variazione di altri parametri presi in considerazione nelle analisi presentate. Per esempio, il tempo di decelerazione cala e il picco di velocità cresce nella condizione Int Sinc rispetto a quella Int Asinc, e l'opposto accade nella posizione esterna. Questo, da un lato conferma l'ipotesi sopra descritta, dall'altro denota una maggior sicurezza nella programmazione dell'intero movimento quando la RHI sia stata indotta. A sua volta, questa interpretazione

spinge a proporre che la RHI produca una modificazione dello schema corporeo talmente efficace da rendere il movimento estremamente sicuro ed automatico.

Questi effetti riguardano sia la posizione interna sia quella esterna, suggerendo che la modifica dello schema corporeo prodotta dalla RHI non risenta sostanzialmente della posizione relativa dell'arto reale e alieno. Tale dato marca una profonda differenza con le evidenze cliniche sui pazienti E⁺, che incorporano l'arto alieno (in assenza della RHI) solo quando questo è posto in posizione interna, allineato con la loro spalla, e indica che la situazione patologica è molto più complessa e risente profondamente di altri aspetti clinici, quali deficit sensoriali, paralisi o neglect.

A fronte di differenze significative nella tempistica e nella velocità del movimento, le nostre analisi non hanno rivelato differenze significative tra condizioni nella posizione finale raggiunta dalla mano sugli assi X e Y. Nonostante questo risultato negativo sia da confermare aumentando la numerosità dei soggetti e valutando la posizione raggiunta dalla mano nell'asse Z, se il risultato fosse confermato indicherebbe che la RHI sia efficace nel modificare lo schema corporeo a livello di programmazione dell'azione.

6.3 Studio su scimmia e prospettive future

Lo studio su scimmia è ancora in una fase molto preliminare. Il grosso del lavoro condotto ha portato ad addestrare un macaco nel compito sperimentale, ma è stato anche possibile iniziare ad acquisire alcuni dati preliminari. Questi primi risultati, seppure troppo poco numerosi per permettere di trarre conclusioni definitive, indicano che è possibile acquisire dati comportamentali con lo stesso paradigma e con gli stessi mezzi tecnici nella scimmia e nell'uomo. Questo è di estrema importanza se si vuole descrivere oltre al fenomeno comportamentale, anche il meccanismo neuronale che produce l'illusione e i suoi effetti. Quindi, in prospettiva, si è programmato di completare lo studio cinematografico per dimostrare l'efficacia del paradigma ad indurre la RHI nella scimmia e, successivamente, di

registrare l'attività dei neuroni in specifiche regioni corticali ritenute cruciali per la codifica dello schema corporeo e dei movimenti di raggiungimento. Ad oggi esistono solo due studi elettrofisiologici su scimmia che hanno indagato le risposte neuronali durante la RHI. Entrambi sono condotti in scimmie a cui è richiesta una pura osservazione dell'ambiente, mentre nulla è noto di come la RHI modifichi l'attività neuronale durante la pianificazione e l'esecuzione di azioni e, di conseguenza, come influenzi la codifica dello schema corporeo.

6.4 Conclusioni

Numerosi studi comportamentali hanno dimostrato che la RHI è in grado di modificare le valutazioni legate alla metrica del proprio corpo. L'interpretazione generalmente fornita è che sia in gioco una modificazione dello schema corporeo. Gli studi condotti finora, però, si sono basati sulla richiesta di una valutazione esplicita della posizione percepita, e non sono quindi in grado di dimostrare che sia effettivamente modificato lo schema corporeo, che non necessita strettamente di una conoscenza esplicita del proprio corpo. In questo lavoro di tesi abbiamo condotto due studi volti a valutare comportamentalmente se e come la RHI modifichi la programmazione di movimenti rivolti verso il proprio corpo, e quindi la codifica implicita dello schema corporeo.

I risultati preliminari indicano che stimolazioni sensoriali che producono la RHI modificano sostanzialmente alcuni parametri della cinematica del movimento, quali la durata del movimento, il picco di velocità e la durata della fase di decelerazione. Questo, se ulteriormente confermato, indicherebbe la presenza di una modifica dello schema corporeo a livello di programmazione motoria.

7 Bibliografia

- Aglioti, Salvatore, Nicola Smania, Michela Manfredi, e Giovanni Berlucchi. 1996. «Disownership of left hand and objects related to it in a patient with right brain damage». *NeuroReport*.
- Armel, K. Carrie e V. S. Ramachandran. 2003. «Projecting sensations to external objects: Evidence from skin conductance response». *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*.
- Avillac, Marie, Sophie Denève, Etienne Olivier, Alexandre Pouget, e Jean René Duhamel. 2005. «Reference frames for representing visual and tactile locations in parietal cortex». *Nature Neuroscience*.
- Belin, P., R. J. Zatorre, L. M. Romanski, B. Tian, J. B. Fritz, M. Mishkin, P. S. Goldman-Rakic, e J. P. Rauschecker. 2000. «“What”, “where” and “how” in auditory cortex [2]». *Nature Neuroscience*.
- Berthelet, Arlette e Jean Chavaillon. 1995. «The Use of Tools by Human and Non-human Primates». *Internatinoal Journal of Primatology*.
- Berti, Anna e Francesca Frassinetti. 2000. «When far becomes near: Remapping of space by tool use». *Journal of Cognitive Neuroscience*.
- Blanke, Olaf e Shahar Arzy. 2005. «The out-of-body experience: Disturbed self-processing at the temporo-parietal junction». *Neuroscientist*.
- Blanke, Olaf, Theodor Landis, Laurent Spinelli, e Margitta Seeck. 2004. «Out-of-body experience and autoscopia of neurological origin». *Brain*.
- Blanke, Olaf e Thomas Metzinger. 2009. «Full-body illusions and minimal phenomenal selfhood». *Trends in Cognitive Sciences*.
- Blanke, Olaf, Mel Slater, e Andrea Serino. 2015. «Behavioral, Neural, and Computational Principles of Bodily Self-Consciousness». *Neuron*.
- Botvinick, M. e J. Cohen. 1998. «Rubber hands “feel” touch that eyes see [8]». *Nature*.
- Bracci, Stefania, Magdalena Ietswaart, Marius V. Peelen, e Cristiana Cavina-Pratesi.

2010. «Dissociable Neural Responses to Hands and Non-Hand Body Parts in Human Left Extrastriate Visual Cortex». *Journal of Neurophysiology*.
- Bremmer, Frank, Anja Schlack, J. R. Duhamel, Werner Graf, e Gereon R. Fink. 2001. «Space coding in primate posterior parietal cortex». in *NeuroImage*.
- Bünning, Silvia e Olaf Blanke. 2005. «The out-of body experience: Precipitating factors and neural correlates». *Progress in Brain Research*.
- Costantini, Marcello e Patrick Haggard. 2007. «The rubber hand illusion: Sensitivity and reference frame for body ownership». *Consciousness and Cognition*.
- Dijkerman, H. Chris e Edward H. F. de Haan. 2007. «Somatosensory processes subserving perception and action». *Behavioral and Brain Sciences*.
- Downing, P. E., Y. Jiang, M. Shuman, e N. Kanwisher. 2001. «A cortical area selective for visual processing of the human body». *Science*.
- Downing, Paul E. e Marius V. Peelen. 2011. «The role of occipitotemporal body-selective regions in person perception». *Cognitive Neuroscience*.
- Duhamel, Jean-René, Carol L. Colby, e Michael E. Goldberg. 1998. «Ventral Intraparietal Area of the Macaque: Congruent Visual and Somatic Response Properties». *Journal of Neurophysiology*.
- Ehrsson, H. H. 2005. «Touching a Rubber Hand: Feeling of Body Ownership Is Associated with Activity in Multisensory Brain Areas». *Journal of Neuroscience* 25(45):10564-73.
- Ehrsson, H. Henrik, Charles Spence, e Richard E. Passingham. 2004. «That's My Hand! Activity in Premotor Cortex Reflects Feeling of Ownership of a Limb». *Science* 305(5685):875-77.
- Ehrsson, H. Henrik, Charles Spence, e Richard E. Passingham. 2004. «That's my hand! Activity in premotor cortex reflects feeling of ownership of a limb». *Science*.
- Embree, Lester e William James. 1983. «The Principles of Psychology.» *Philosophy and Phenomenological Research*.
- Fogassi, L., V. Gallese, L. Fadiga, G. Luppino, M. Matelli, e G. Rizzolatti. 1996.

- «Coding of peripersonal space in inferior premotor cortex (area F4)». *Journal of Neurophysiology* 76(1):141-57.
- Fogassi, Leonardo e Giuseppe Luppino. 2005. «Motor functions of the parietal lobe». *Current Opinion in Neurobiology*.
- Gallagher, Shaun. 2000. «Philosophical conceptions of the self: Implications for cognitive science». *Trends in Cognitive Sciences*.
- Gallagher, Shaun. 2006. *How the Body Shapes the Mind*.
- Gallagher, Shaun e Dan Zahav. 1988. *La mente fenomenologica Filosofia della mente e scienze cognitive*.
- Gandola, Martina, Paola Invernizzi, Anna Sedda, Elisa R. Ferrè, Roberto Sterzi, Maurizio Sberna, Eraldo Paulesu, e Gabriella Bottini. 2012. «An anatomical account of somatoparaphrenia». *Cortex*.
- Garbarini, Francesca, Luca Fornia, Carlotta Fossataro, Lorenzo Pia, Patrizia Gindri, e Anna Berti. 2014. «Embodiment of others' hands elicits arousal responses similar to one's own hands». *Current Biology*.
- Garbarini, Francesca, Carlotta Fossataro, Anna Berti, Patrizia Gindri, Daniele Romano, Lorenzo Pia, Francesco della Gatta, Angelo Maravita, e Marco Neppi-Modona. 2015. «When your arm becomes mine: Pathological embodiment of alien limbs using tools modulates own body representation». *Neuropsychologia*.
- Garbarini, Francesca, Lorenzo Pia, Alessandro Piedimonte, Marco Rabuffetti, Patrizia Gindri, e Anna Berti. 2013a. «Embodiment of an alien hand interferes with intact-hand movements». *Current Biology* 23(2):R57-58.
- Garbarini, Francesca, Lorenzo Pia, Alessandro Piedimonte, Marco Rabuffetti, Patrizia Gindri, e Anna Berti. 2013b. «Embodiment of an alien hand interferes with intact-hand movements». *Current Biology*.
- Gentile, G., A. Guterstam, C. Brozzoli, e H. H. Ehrsson. 2013. «Disintegration of Multisensory Signals from the Real Hand Reduces Default Limb Self-Attribution: An fMRI Study». *Journal of Neuroscience*.
- Goodale, Melvyn A. e A. David Milner. 1992. «Separate visual pathways for

- perception and action». *Trends in Neurosciences*.
- Graziano, M. S. A. 1999. «Where is my arm? The relative role of vision and proprioception in the neuronal representation of limb position». *Proceedings of the National Academy of Sciences*.
- Graziano, M. S. A., D. F. Cooke, e C. S. R. Taylor. 2000. «Coding the location of the arm by sight». *Science*.
- Graziano, Michael S. A. e Matthew M. Botvinick. 2002. «How the brain represents the body: insights from neurophysiology and psychology». *Common mechanisms in perception and action (Attention and performance XIX)*.
- Graziano, Michael S. A., Charles G. Gross, Charlotte S. R. Taylor, e Tirin Moore. 2012. «A System of Multimodal Areas in the Primate Brain». in *Crossmodal Space and Crossmodal Attention*.
- Graziano, Michael S. A., Xin Tian Hu, e Charles G. Gross. 1997. «Visuospatial Properties of Ventral Premotor Cortex». *Journal of Neurophysiology*.
- Graziano, Michael S. A., Lina A. J. Reiss, e Charles G. Gross. 1999. «A neuronal representation of the location of nearby sounds». *Nature*.
- Halligan, Peter W., John C. Marshall, Malar Hunt, e Derick T. Wade. 1997. «Somatosensory assessment: Can seeing produce feeling?». *Journal of Neurology*.
- Head, Henry e Gordon Holmes. 1911. «Sensory Disturbances From Cerebral Lesions». *Brain*.
- Ionta, Silvio, Lukas Heydrich, Bigna Lenggenhager, Michael Mouthon, Eleonora Fornari, Dominique Chapuis, Roger Gassert, e Olaf Blanke. 2011. «Multisensory Mechanisms in Temporo-Parietal Cortex Support Self-Location and First-Person Perspective». *Neuron*.
- Iwamura, Yoshiaki. 2000. «Bilateral receptive field neurons and callosal connections in the somatosensory cortex». *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*.
- Iwamura, Yoshiaki, Miki Taoka, Atsushi Iriki, e Atsushi Iriki. 2001. «Bilateral activity and callosal connections in the somatosensory cortex». *Neuroscientist*.

- Kandel. 1989. «Principles of Neuroscience». *Journal of Chemical Information and Modeling*.
- Keysers, C., V. Gazzola, J. A. Etzel, F. Castelli, R. Adolphs, e M. L. Spezio. 2012. «Primary somatosensory cortex discriminates affective significance in social touch». *Proceedings of the National Academy of Sciences*.
- Keysers, Christian, Bruno Wicker, Valeria Gazzola, Jean Luc Anton, Leonardo Fogassi, e Vittorio Gallese. 2004. «A touching sight: SII/PV activation during the observation and experience of touch». *Neuron*.
- Lloyd, Donna M. 2007. «Spatial limits on referred touch to an alien limb may reflect boundaries of visuo-tactile peripersonal space surrounding the hand». *Brain and Cognition*.
- Longo, Matthew R., Friederike Schuur, M. P. M. Kammers, Manos Tsakiris, e Patrick Haggard. 2008. «What is embodiment? A psychometric approach». *Cognition*.
- Iriki, Atsushi, Michio Tanaka, e Yoshiaki Iwamura. 1996. «Coding of modified body schema during tool use by macaque postcentral neurones». *NeuroReport*.
- Makin, T. R., N. P. Holmes, e E. Zohary. 2007. «Is That Near My Hand? Multisensory Representation of Peripersonal Space in Human Intraparietal Sulcus». *Journal of Neuroscience*.
- Makin, Tamar R., Nicholas P. Holmes, e H. Henrik Ehrsson. 2008. «On the other hand: Dummy hands and peripersonal space». *Behavioural Brain Research* 191(1):1-10.
- Maravita, Angelo e Atsushi Iriki. 2004. «Tools for the body (schema)». *Trends in Cognitive Sciences*.
- Merleau-Ponty, Maurice. 2003. *Fenomenologia della percezione*.
- Milner, A. D., Y. Paulignan, H. C. Dijkerman, F. Michel, e M. Jeannerod. 1999. «A paradoxical improvement of misreaching in optic ataxia: New evidence for two separate neural systems for visual localization». *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*.
- Milner, David e Mel Goodale. 2012. *The Visual Brain in Action*.

- Mountcastle, V. B., J. C. Lynch, A. Georgopoulos, H. Sakata, e C. Acuna. 1975. «Posterior parietal association cortex of the monkey: command functions for operations within extrapersonal space». *Journal of Neurophysiology*.
- Mountcastle, Vernon B. 1995. «The parietal system and some higher brain functions». *Cerebral Cortex*.
- Oldfield, R. C. 1971. «The assessment and analysis of handedness: The Edinburgh inventory». *Neuropsychologia*.
- Paillard, J. 1980. «Le corps situé et le corps identifié: Une approche psychophysiologique de la notion de schéma corporel». *REv. Med Suisse Romande*.
- Paillard, J. 1999. «Body schema and body image - a double dissociation in deafferented patients». in *Motor control. Today and tomorrow*.
- Paillard, Jacques, Francois Michel, e George Stelmach. 1983. «Localization Without Content: A Tactile Analogue of 'Blind Sight'». *Archives of Neurology*.
- Patla, Aftab E. e Melvyn A. Goodale. 2003. «Obstacle avoidance during locomotion is unaffected in a patient with visual form agnosia». *NeuroReport*.
- Pavani, Francesco, Charles Spence, e Jon Driver. 2000. «Visual Capture of Touch: Out-of-the-Body Experiences with Rubber Gloves». *Psychological Science*.
- Penfield, Wilder e Edwin Boldrey. 1937. «Somatic motor and sensory representation in the cerebral cortex of man as studied by electrical stimulation». *Brain*.
- Petkova, Valeria I. e H. Henrik Ehrsson. 2009. «When right feels left: Referral of touch and ownership between the hands». *PLoS ONE*.
- Reed, Catherine L. e Martha J. Farah. 1995. «The Psychological Reality of the Body Schema: A Test With Normal Participants». *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*.
- Rizzolatti, G., G. Luppino, e M. Matelli. 1998. «The organization of the cortical motor system: New concepts». *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*.
- Romano, Daniele, Martina Gandola, Gabriella Bottini, e Angelo Maravita. 2014. «Arousal responses to noxious stimuli in somatoparaphrenia and anosognosia:

- Clues to body awareness». *Brain*.
- Rorden, Chris, Joost Heutink, Eve Greenfield, e Ian H. Robertson. 1999. «When a rubber hand “feels” what the real hand cannot». *NeuroReport*.
- Schlack, A. 2005. «Multisensory Space Representations in the Macaque Ventral Intraparietal Area». *Journal of Neuroscience*.
- Schwoebel, John e H. Branch Coslett. 2005. «Evidence for multiple, distinct representations of the human body». *Journal of Cognitive Neuroscience*.
- Shimada, Sotaro, Kensuke Fukuda, e Kazuo Hiraki. 2009. «Rubber hand illusion under delayed visual feedback». *PLoS ONE*.
- Shokur, S., J. E. O’Doherty, J. A. Winans, H. Bleuler, M. A. Lebedev, e M. A. L. Nicolelis. 2013. «Expanding the primate body schema in sensorimotor cortex by virtual touches of an avatar». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 110(37):15121–26.
- Singer, Tania, Ben Seymour, John O’Doherty, Holger Kaube, Raymond J. Dolan, e Chris D. Frith. 2004. «Empathy for Pain Involves the Affective but not Sensory Components of Pain». *Science*.
- Sirigu, Angela, Jordan Grafman, Karen Bressler, e Trey Sunderland. 1991. «Multiple representations contribute to body knowledge processing: Evidence from a case of autotopagnosia». *Brain*.
- Slade, P. D. 1988. «Body image in anorexia nervosa». *British Journal of Psychiatry*.
- Tamè, Luigi, Christoph Braun, Nicholas P. Holmes, Alessandro Farnè, e Francesco Pavani. 2016. «Bilateral representations of touch in the primary somatosensory cortex». *Cognitive Neuropsychology*.
- Tsakiris, Manos. 2010. «My body in the brain: A neurocognitive model of body-ownership». *Neuropsychologia*.
- Tsakiris, Manos, Lewis Carpenter, Dafydd James, e Aikaterini Fotopoulou. 2010. «Hands only illusion: Multisensory integration elicits sense of ownership for body parts but not for non-corporeal objects». in *Experimental Brain Research*.
- Tsakiris, Manos, Marcello Costantini, e Patrick Haggard. 2008. «The role of the right

- temporo-parietal junction in maintaining a coherent sense of one's body». *Neuropsychologia*.
- Tsakiris, Manos e Patrick Haggard. 2005. «The rubber hand illusion revisited: Visuotactile integration and self-attribution». *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*.
- Tsakiris, Manos, Maike D. Hesse, Christian Boy, Patrick Haggard, e Gereon R. Fink. 2007. «Neural signatures of body ownership: A sensory network for bodily self-consciousness». *Cerebral Cortex*.
- Ungerleider, L. G. e M. Mishkin. 1982. «Analysis of visual behavior». in *Analysis of Visual Behaviour*.
- Vallar, Giuseppe e Roberta Ronchi. 2009. «Somatoparaphrenia: A body delusion. A review of the neuropsychological literature». in *Experimental Brain Research*.
- De Vignemont, Frédérique. 2011. «Embodiment, ownership and disownership». *Consciousness and Cognition*.
- Wiech, K., H. H. Ehrsson, R. J. Dolan, R. E. Passingham, e N. Weiskopf. 2007. «Threatening a rubber hand that you feel is yours elicits a cortical anxiety response». *Proceedings of the National Academy of Sciences*.
- Wolpert, Daniel M., Susan J. Goodbody, e Masud Husain. 1998. «Maintaining internal representations: The role of the human superior parietal lobe». *Nature Neuroscience*.
- Zimmermann, M., L. Verhagen, F. P. de Lange, e I. Toni. 2016. «The Extrastriate Body Area Computes Desired Goal States during Action Planning»,. *eNeuro*.
- Zimmermann, Marius, Rogier B. Mars, Floris P. de Lange, Ivan Toni, e Lennart Verhagen. 2018. «Is the extrastriate body area part of the dorsal visuomotor stream?» *Brain Structure and Function*.
- Zimmermann, Marius, Ruud G. J. Meulenbroek, e Floris P. De Lange. 2012. «Motor planning is facilitated by adopting an action's goal posture: An fMRI study». *Cerebral Cortex*.